

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS VI

par

Albert CHALLIER

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences

**ÉCOLOGIE DE
GLOSSINA PALPALIS GAMBIENSIS VANDERPLANK, 1949
(DIPTERA - MUSCIDAE)
EN SAVANE D'AFRIQUE OCCIDENTALE**

Soutenue le 28 juin 1971 devant la Commission d'Examen :

MM. M. LAMOTTE

Président

B. POSSOMPÈS

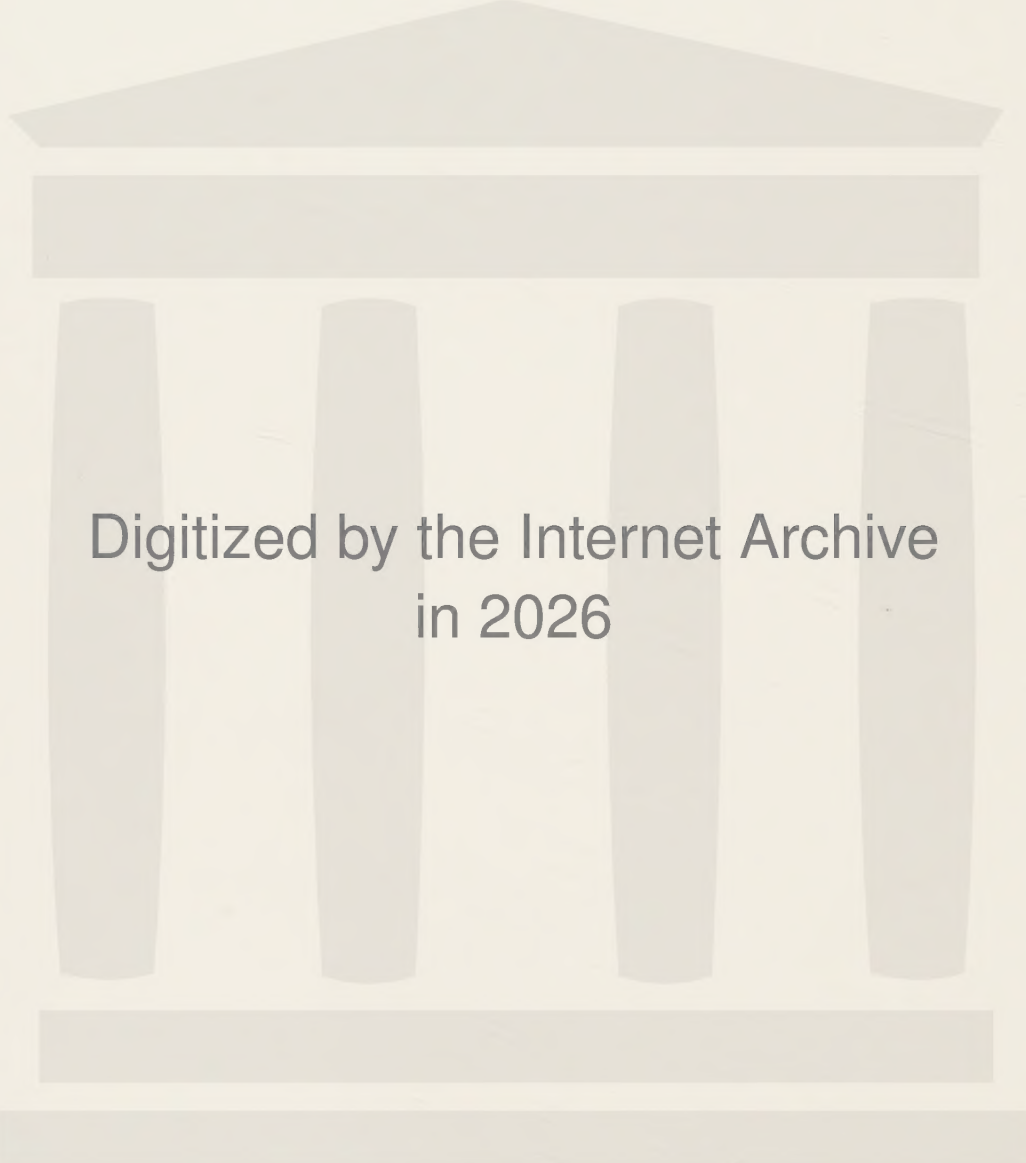
M^{me} J. RACCAUD

} *Examineurs*

O.R.S.T.O.M.

PARIS

1973



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556024_0020

ECOLOGIE DE
GLOSSINA PALPALIS GAMBIENSIS
VANDERPLANK, 1949
(DIPTERA - MUSCIDAE)
EN SAVANE D'AFRIQUE OCCIDENTALE

« La loi du 11 Mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants-droit ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal ».

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS VI

par

Albert CHALLIER

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences

**ÉCOLOGIE DE
GLOSSINA PALPALIS GAMBIENSIS VANDERPLANK, 1949
(DIPTERA - MUSCIDAE)
EN SAVANE D'AFRIQUE OCCIDENTALE**

Soutenue le 28 juin 1971 devant la Commission d'Examen :

MM. M. LAMOTTE	<i>Président</i>
B. POSSOMPÈS	} <i>Examineurs</i>
M ^{me} J. RACCAUD	

**O.R.S.T.O.M.
PARIS
1973**

THE

OF THE

OF THE

WILLIAM CHALMERS

OF THE

OF THE

OF THE

OF THE

OF THE

OF THE



OF THE

OF THE

OF THE

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS	XI
SUMMARY	XIII
INTRODUCTION	1

CHAPITRE I

PRESENTATION DU MILIEU NATUREL

Généralités sur l'Afrique occidentale et la Haute-Volta	9
I — ÉLÉMENTS DE GÉOGRAPHIE PHYSIQUE	9
II — CLIMATOLOGIE	10
III — LES ZONES BIOCLIMATIQUES DE L'AFRIQUE OCCIDENTALE, LEUR VÉGÉTATION ET LEUR FAUNE	15
IV — L'ENVIRONNEMENT DE <i>G. palpalis gambiensis</i> EN AFRIQUE OCCIDENTALE	18
1 — Les exigences écologiques de <i>G. p. gambiensis</i>	18
2 — Facteurs conditionnant l'existence des gîtes de <i>G. p. gambiensis</i>	21
3 — Les différents types de gîtes de <i>G. p. gambiensis</i>	23
 La région de Bobo-Dioulasso	 29
I — ÉLÉMENTS DE GÉOGRAPHIE PHYSIQUE	29
II — MACROCLIMAT	30
III — LA VÉGÉTATION ET LA FAUNE	34
IV — HABITAT HUMAIN ET ACTIVITÉ RÉGIONALE	35

Description des gîtes d'étude	36
1 — La forêt classée du Kou	37
2 — La forêt classée de Poa	38
3 — Le gîte de Matourkou	38
Conclusion	38

CHAPITRE II

METHODES ET TECHNIQUES GENERALES

Méthodes et techniques d'étude de l'environnement	39
I — ETUDE DE LA VÉGÉTATION.	39
II — ETUDE DE LA FAUNE.	40
III — MESURES CLIMATOLOGIQUES.	40
1 — Notion de climats en écologie.	40
2 — Etude du macroclimat de la région de Bobo-Dioulasso. ...	42
3 — Etude de l'écoclimat des galeries forestières.	42
4 — Ecidioclimat.	43
Méthodes et techniques d'observation de l'état physiologique	44
I — TECHNIQUES APPLIQUÉES A L'OBSERVATION DE L'IMAGO.	44
1 — Examens externes. ...	45
2 — Examens internes. ...	48
II — MÉTHODES ET TECHNIQUES APPLIQUÉES AUX PUPES.	53
Méthodes et techniques d'étude des glossines dans leur environnement	53
I — ECHANTILLONNAGE DES POPULATIONS IMAGINALES.	53
1 — Généralités sur les méthodes utilisées en écologie animale. ..	53
2 — Méthodes utilisées pour échantillonner les populations de glossines.	56
3 — Méthodes et techniques de capture appliquées à <i>G. palpalis</i>	59
4 — Méthode utilisée avec <i>G. p. gambiensis</i> dans les trois gîtes d'étude de la région de Bobo-Dioulasso.	60
II — ECHANTILLONNAGE DES STADES PRÉIMAGINAUX.	60
III — TECHNIQUE DE MARQUAGE-LACHER-RECAPTURE.	61
1 — Les techniques de marquage en écologie animale.	61
2 — Le marquage des glossines.	62
3 — Techniques utilisées pour <i>G. p. gambiensis</i>	64

IV — MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE DES LIEUX DE REPOS.	66
1 — Utilisées pour les glossines.	66
2 — Utilisées pour <i>G. p. gambiensis</i>	66
V — MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE DES PUPES DANS LEUR ENVIRONNEMENT.	67
Techniques diverses	68
I — TECHNIQUES D'ÉLEVAGE.	68
II — TECHNIQUES DE TRANSPORT.	70
Exploitation des résultats et analyse statistique	71
Conclusion du chapitre II	72

CHAPITRE III

ASPECTS PHYSIOLOGIQUES IMPLIQUÉS DANS L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Nutrition et métabolisme	73
I — ÉTAT DE L'APPAREIL DIGESTIF CHEZ LES GLOSSINES TÉNÉRALES.	75
II — ÉTUDE DE QUELQUES FACTEURS IMPLIQUÉS DANS LA PRISE DES REPAS DE SANG.	75
La reproduction	77
I — ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL GÉNITAL MALE.	78
II — ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL GÉNITAL FEMELLE.	78
1 — Anatomie.	78
2 — Oogenèse et vitellogenèse.	82
3 — L'ovulation et son rythme.	92
4 — Ponte utérine, insémination et fécondation.	93
5 — La gestation et la « lactation ».	96
6 — Les anomalies de la reproduction.	97
7 — Hypothèses sur le fonctionnement de l'appareil génital femelle.	104
Conclusion.	106
La détermination de l'âge chez l'imago	107
1 — Les critères de l'état ténéral.	111
2 — Le degré d'usure du bord postérieur des ailes et l'âge chronologique des mâles.	112

3 — L'âge physiologique des femelles.	114
4 — Comparaison de la méthode de l'âge physiologique avec la méthode de Jackson.	115
5 — Validité des méthodes par comparaison avec l'âge chronologique.	116
Conclusions.	116
Les stades préimaginaux	118
1 — Durée du stade pupal.	119
2 — Heures d'éclosion.	120
3 — La taille des pupes.	122
4 — Le poids des pupes à la larviposition.	125
5 — Mortalité, perte de poids durant les 7 premiers jours et perte de poids totale en fin de stade pupal.	126
6 — Poids des pupes sauvages à la larviposition.	128
Conclusion du chapitre III	129

CHAPITRE IV

ETUDE ECOLOGIQUE

Macroclimat et écoclimats	133
I — LE MACROCLIMAT.	134
II — L'ÉCOCLIMAT DES GITES D'ÉTUDE ET COMPARAISON AVEC LE MACROCLIMAT.	137
III — CONCLUSIONS.	144
Action des facteurs écologiques sur la nutrition, la reproduction et les stades préimaginaux	145
I — ACTION SUR LA NUTRITION.	145
1 — Les terrains de chasse.	146
2 — Le rythme des repas.	146
II — ACTION SUR LA REPRODUCTION.	150
1 — Variation du degré d'insémination.	150
2 — Variations saisonnières du cycle ovaro-utérin.	151
III — ACTION SUR LES STADES PRÉIMAGINAUX.	154
1 — Les lieux de reproduction.	155
2 — La durée du stade pupal.	157
3 — La mortalité pupale.	161
4 — Les heures d'éclosion.	164

Le cycle d'activité et les lieux de repos	166
I — LE CYCLE D'ACTIVITÉ.	166
1 — Le cycle d'activité (ou d'agressivité).	169
2 — Les facteurs de l'activité.	173
II — LES LIEUX DE REPOS.	181
1 — Les lieux de repos diurnes.	182
2 — Les lieux de repos nocturnes.	182
Relations avec les autres animaux	192
I — RELATIONS AVEC L'HÔTE.	192
II — LES PARASITES.	194
1 — Trypanosomes.	195
2 — Autres protozoaires.	196
3 — Mermithidae.	197
4 — Ectoparasites.	197
5 — Insectes parasites.	197
III — LES PRÉDATEURS.	197
La dispersion	199
I — DISPERSION IMMÉDIATE.	200
II — DISPERSION ÉLOIGNÉE.	202
III — DISPERSION EN LISIÈRE DE FORÊT OU DE GALERIE FORESTIÈRE.	203
Dynamique des populations	203
I — COMPOSITION DES POPULATIONS.	208
II — LA COURBE DE SURVIE DES FEMELLES.	217
III — FLUCTUATIONS DES POPULATIONS.	219
Conclusion du chapitre IV	233
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	235
BIBLIOGRAPHIE	242
INDEX ALPHABÉTIQUE	266

AVANT-PROPOS.

Le travail présenté dans ce mémoire est le fruit de la longue collaboration de l'auteur avec son équipe qu'il est heureux de remercier et de présenter ici :

— M. M. EYRAUD, technicien de l'O.R.S.T.O.M., a participé à toute la réalisation du programme de recherches et a assumé, avec dévouement et compétence, la direction de l'équipe pendant mon absence.

— M. B. DEDEWANOU, agent technique de la santé, qui a effectué la plus grande partie des dissections, durant de longs mois, ainsi que M. P. GBAGUIDI, infirmier spécialiste.

— M. J. P. KIENOU, auxiliaire de laboratoire, qui n'a pas hésité à élire domicile près d'un gîte de glossines pour assurer la permanence des observations.

— Tous les membres de l'équipe de captureurs et chauffeurs voltaïques qui ont accompli leur tâche en toutes saisons.

Le travail sur le terrain et la rédaction de ce mémoire n'ont pu être menés à leur terme que grâce à la compréhension et à la collaboration de nombreuses personnes auxquelles il m'est agréable d'adresser mes sincères remerciements.

M. le Professeur CAMUS, Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M., a bien voulu m'accorder toutes les facilités pour rédiger cette monographie ; qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

M. HAMON, Président du Comité technique de Microbiologie, Parasitologie et Entomologie médicale de l'O.R.S.T.O.M., et M. le Docteur OVAZZA m'ont orienté vers l'étude des glossines et ont supervisé, sur le terrain, mes travaux qui ont pu être menés à bien grâce aux moyens qu'ils ont mis à ma disposition. Je les remercie sincèrement et les assure de ma fidèle amitié.

M. le Médecin-Général Inspecteur RICHET, naguère Secrétaire Général de l'O.C.C.G.E. *, a manifesté beaucoup d'intérêt pour l'étude des glossines. Qu'il me permette de lui manifester toute ma respectueuse affection.

M. le Docteur Sow, actuel Secrétaire Général de l'O.C.C.G.E., confronté depuis longtemps aux problèmes de la Maladie du sommeil, a toujours prêté beaucoup d'attention à l'action de notre équipe ; nous lui en sommes très reconnaissants.

* Organisation de Coordination et de Coopération pour la lutte contre les Grandes Endémies.

J'adresse mes très vifs remerciements à l'administration voltaïque et en particulier à M. le Ministre de l'Economie Nationale et M. le Chef de l'Inspection forestière de Bobo-Dioulasso qui nous ont accordé toutes facilités pour implanter notre station de brousse dans la forêt classée du Kou, ainsi qu'à M. le représentant de l'A.S.E.C.N.A. ** en Haute-Volta pour les renseignements météorologiques qu'il a bien voulu me communiquer.

M. le Docteur P. GRENIER, Chef de Service à l'Institut Pasteur, m'a initié à l'Entomologie médicale et n'a cessé, depuis mon affectation en Afrique, de me prodiguer maints conseils judicieux. Ce travail a été suivi, critiqué et rédigé en bénéficiant de sa haute compétence. Qu'il veuille bien accepter toute ma reconnaissance et mon affection.

L'Organisation Mondiale de la Santé (O.M.S.) m'a apporté une aide matérielle inappréciable ; je la remercie bien vivement en la personne de M. le Docteur ANSARI qui dirige la Section des Maladies parasitaires.

M. le Professeur POSSOMPÈS a bien voulu, depuis 1967, diriger ma thèse malgré les lourdes tâches qu'il assume à la Faculté. Qu'il veuille trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je remercie bien vivement M. le Professeur LAMOTTE qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider mon jury de thèse, et M^{me} J. RACCAUD, de l'Université de Paris VI, d'avoir bien voulu accepter de faire partie de ce jury.

Je remercie également M. le Docteur RIDET et M. le Docteur RICOSSE, Directeurs successifs du Centre Muraz, à Bobo-Dioulasso, pour la part importante qu'ils ont apportée à la réalisation des programmes de recherches.

Je ne saurais oublier tous les amis et collègues qui m'ont apporté leur aide sous des formes diverses :

— les Révérends Pères TERRIBLE et CAILLARD, anciennement professeurs au Petit Séminaire de Nasso, en Haute-Volta ;

— M. KABORE, professeur au Lycée d'Ouagadougou ;

— MM. les D^{rs} WEITZ et BOREHAM, respectivement du Lister Institute de Londres et de l'Imperial College of Science and Technology d'Ascot (I.C.S.T.) ;

— M. ROUSSET, de l'Université de Dijon ;

— mes collègues de l'O.R.S.T.O.M. : M. DEJARDIN et ses collaboratrices, pour leur aide dans l'application des statistiques ; les entomologistes R. TAUFFLIEB, J. MOUCHET, R. LE BERRE, J. COZ, G. QUELENNEC, M. GERMAIN, J. BRENGUES, R. SUBRA, J. L. DUVAL, M^{me} S. SALES, A. LORAND et P. VENARD ;

— et du Centre Muraz : le Docteur vétérinaire R. GIDEL et ses infirmiers, ainsi que M. P. SALES.

Ce mémoire est édité par les soins du Service Central de Documentation de l'O.R.S.T.O.M. dont je remercie tout le personnel qui a participé à sa mise en forme.

** Agence pour la Sécurité de la Navigation Aérienne en Afrique et à Madagascar.

SUMMARY

Glossina palpalis gambiensis Vanderplank, 1949 (Diptera, Muscidae), one of the two sub-species of *G. palpalis* (Rob.-Desv., 1830) is the main vector of trypanosomiasis in West Africa, to the west of Dahomey. Distributed over the various bioclimatic zones parallel to the equator, it has in the past been the subject of a few limited investigations. We propose in our study to consider all aspects of its ecology and the physiological features essential for a clearer understanding of the phenomena. The study of detailed aspects has been restricted to a population in a savannah habitat.

CHAPTER I.

Before reporting on our findings in the forest galleries of the region of Bobo-Dioulasso (Upper Volta), we present some general considerations on the natural habitat of the sub-species in West Africa — geography, climate, flora, fauna and human activities —, stressing in particular the southern Sudan type of climatic conditions prevailing in western Upper Volta. Three breeding places chosen for study are described.

CHAPTER II.

This chapter describes, in relation to all the known methods employed by other authors, the methods and techniques used for observation of the various physiological states, sampling of adult populations, marking, observation of adults in the resting places and pupae in the ground, and the techniques of rearing and transport. We also give a brief outline of the procedure used for analysing the results and the statistical tests employed.

CHAPTER III.

The physiological aspects involved in the ecological study are considered under one heading in this chapter in order to determine the most precise and most reliable criteria of physiological state.

Nutrition and metabolism. — The filling of the hindgut, of the rectal bulb and of the malpighian tubes enables accurate age determinations to be made during the few days that follow hatching.

After taking a meal, the male rests for a day but can take a further meal before having completely digested the previous one. The stimuli involved seem to be complex, depending on the environment as well as on the tsetse fly itself.

Reproduction. — The two ovarioles of each of the ovaries produce one ripe egg at a time, following one another in the order : right internal ovariole, left internal ovariole, right external ovariole, left external ovariole.

The nervous system of the female apparatus consists of a network of nerves which terminate

at each of the even-numbered organs or at the right and left halves of the odd-numbered organs.

There exists a constant relationship (coefficient of allometry) between the size of the oocyte in the accelerated vitellogenesis phase and the ovocyte next after it in the order of development.

The first egg in the uterus is of markedly smaller size than the following ones, for at the beginning of her life the female has to develop her thoracic muscles.

The absence of a series of sacs or follicular remnants on the connecting stalk of the ovarioles is due to the fact that upon ovulation the mature egg tears the tube of the ovariole and carries its distal part along ; it very rarely happens that the previous sac remains behind when the egg emerges from the tube by tearing it laterally.

In the nullipara, the seminal receptacles are filled after several copulations ; at the first ovulation the females are practically all fertilized. The spermathecae of parae show a tendency to become slightly depleted, but the reserves of semen are sufficient for the entire life span.

Many reproductive abnormalities have been observed in wild females as well as in those reared artificially ; they help us to understand the processes of oogenesis, vitellogenesis and ovulation.

Age-grouping methods. — The special functioning of the ovarioles of tsetse flies makes it possible to use the « physiological age method ». Eight age-groups, from 0 to VII, can be distinguished by the number of ovulations that have taken place, but it is not possible to differentiate groups IV, V, VI and VII from those corresponding to the succeeding ovulations ($IV + 4n$) ($V + 4n$) etc...

The estimates obtained by this method, as well as by Jackson's which consists in determining age by assessing the degree of wear on the hind edge of the wings, have been compared to chronological age in an experiment where marked specimens were released and recaptured. Physiological age gives a good indication of the real age.

The possibility of everting the ptilinum is a necessary feature of the teneral state ⁽¹⁾ but not a sufficient indication, for this organ can be disinvaginated in non-teneral individuals with decreasing facility in proportion to their age. The emptiness of the gut, the soft consistency of the thorax and the appearance of the integument should be used as criteria.

Pre-adult stages. — The observations described were made in the laboratory. The difference in the duration of the pupal stage between the females and the males ranges, depending on the temperature, from 1.0 to 2.2 days : it is greater at low temperatures.

The rate of hatching seems to be linked to the nyctohemeral temperature variations ; the lower the minimum temperature, the higher the proportion of flies hatching in the evening.

The size of the male pupae, wild or artificially reared, differs from that of the females by their smaller breadth. The weight of the former, artificially reared, is on an average 1.86 mg less than that of the latter. In the course of their pupal life the males may lose on an average 12.4 per cent. of their weight at larviposition, and the females 11.7 per cent. The loss of weight does not appear to be the only cause of pupal mortality.

To conclude this chapter, we endeavour to identify the physiological factors which are important in ecological studies, and to select the best criteria of physiological state.

CHAPTER IV.

The ecological study was conducted in three types of habitat : a forest, a forest gallery typical of the region, and a breeding place near a stretch of water and a garden. For each aspect examined, the results were compared in space (breeding-places) and in time (seasons). The chapter consists of six parts.

(1) « Teneral state » : the state of a fly which has not yet taken its first meal and whose thoracic muscles are not completely developed, giving the thorax an apparently soft consistency.

— 1. *Climates.*

The microclimatic features of the Bobo-Dioulasso region are pointed out and compared to the ecoclimatic features of the breeding-places studied. The seasons are described.

— 2. *Influence of ecological factors on :*

Nutrition. — The « reeding grounds » consist of the open spaces along the banks of the water-courses or nearby clearings.

The periodicity of feeding was studied by applying three methods of sampling the active fraction and the resting fraction of the population. The overall findings show that there is no clearly defined periodicity. After a day's rest the male goes over to the « intermediate » state which lasts for two days, and then becomes hungry ; but it can take another meal as soon as it becomes active again. The females display a more regular periodicity which depends on the reproductive cycle ; they take a meal after larviposition and one or two more before their larvae reach maturity.

Reproduction. — In the female, the degree of insemination is lower in the dry season than in the rainy season and during the latter the percentage of females with full spermathecae is higher in proportion as the habitat is more densely populated and more sharply individualized, particularly in the rainy season. All the parae are fertilized.

The duration of the interlarval period ranges from seven days in April, during the hot dry season, to twelve days in December/January. The minimum temperature is the climatological feature which best reflects these variations.

Pre-adult stages. — The pupae are found in the favourable spots sought for by their mothers ; light plays an important role. In the dry season, points of concentration may be observed in the shadiest places.

The duration of the pupal stage as observed in pupae placed at a depth of between 2.4 and 8 cm varies with the individuals and with the nature of the soil ; it averages 29-50 days for males and 26-46 days for females. The difference between the sexes ranges from one to three days. The average temperature does not reflect the variations. Records made of the temperature at the various depths shows that the pupae are well-protected from atmospheric influences.

The causes of pupal mortality vary : desiccation during the dry season, drowning and natural enemies during the rainy season.

Three-quarters of the flies hatch in the morning and the rest at the end of the afternoon. The tempo of hatching seems to be linked to the tempo of activity of the adult.

— 3. *Activity and rest.*

Activity. — Males and females are active from sunrise until sunset and when the temperature has passed the threshold of 16°C. The cycle of aggressiveness of the males goes through a maximum between 10 and 11 a.m. ; a relative minimum between noon and 1 p.m., and finally a relative maximum between 1 and 5 p.m. The peak of activity of the females is less distinct and occurs rather in the afternoon. For both sexes, in periods of heavy rain and during the cold season only one maximum is observed, towards the middle of the day.

Whereas hungry males are more active between 9 a.m. and p.m., « intermediates » show a more uniform distribution. Among the females, no difference has been observed between nulliparae and parae, gravid or non-gravid. Teneral flies remain at rest for the first day after hatching.

The climatological factor which best reflects the level of activity is the light intensity.

Males are more influenced than females by the nature of the terrain (vegetation).

Rest. — In order to find the nocturnal resting-places, 6133 males and 179 females marked with little pieces of reflecting paper stuck to the thorax were released ; 722 males and 32 females were located again : 70-75 per cent. on the green leaves of small plants, nine per cent on the green leaves of other types of plant, six per cent. on dead leaves and the rest on various plant organs, but never the trunks. The great majority of the flies rest at less than 30 cm from

the ground and at less than 3-4 m from the edge of the watercourse, apparently under the influence of the carbon dioxide gradient, the gas being heavier than air and spreading out at night in the hollows. In the dry season the tsetse flies do not disperse far from their point of release.

— 4. *Relationship with other animals.*

Feeding preferences. — The precipitin test shows that 54.6 per cent. of the specimens have fed on reptiles (crocodiles and monitor lizards), 26.1 per cent. on man and the rest on other mammals, especially bovidae including the bushbuck.

Parasites and predators. — The rate of infestation with trypanosomes varies at different times and in relation to sex and age. *T. grayi* Novy is the commonest trypanosome ; The « *vivax* » and « *congolense* » types are rare. In addition, larvae of Mermithidae have been found in the abdomen and mites clinging to the integument. Spiders belonging to the genera of the Clubionidae and Theridiidae have been seen with tsetse-flies in their claws.

— 5. *Dispersion.*

G. palpalis gambiensis goes from place to place by moving about in the open spaces within its habitat, sometimes leaving them and crossing sections of watercourses where there is no vegetation ; it may then perform flights of more than 4 km in a day.

— 6. *Population dynamics.*

Composition of the population. — In samples, the percentage of females ranges from 25 to 40 per cent. depending on the combined action of behaviour, host, vegetation and season.

The percentage of teneralis is higher than that of non-teneralis. Sampling of populations to determine the composition by age-groups gives satisfactory results, whereas the estimate of nutritional status is distorted by a number of factors.

An attempt to calculate the survival curve on the basis of the age-group composition is described.

Fluctuations. — As a result of the high temperatures and high rate of evaporation the population decreases in the dry season, though sometimes with slight sporadic recrudescences due to occasional rains. Towards the end of April and until July, during the first part of the rainy season, there occurs a rapid increase up to the maximum, followed by an equally rapid decrease during the second part of the season ; the cause of this decline might be a micro-organism which proliferates during very wet periods ; in artificially-reared colonies heavy mortality may then be observed among the young adults.

The action of biotic and abiotic factors is studied in order to identify the « key factors » which come successively into play throughout the year and determine the variations.

In the general conclusions, we point out the biological and epidemiological interest of *G. palpalis gambiensis* and mention some possible lines along which progress could be made in our knowledge of certain features of its ecology.

INTRODUCTION

Les glossines ou « mouches tsétsés » sont des Diptères dont les deux sexes sont hématophages et se nourrissent sur des hôtes vertébrés. Dans le monde actuel ⁽¹⁾, ces insectes sont trouvés exclusivement dans la région éthiopienne (Afrique au sud du Sahara, avec une petite enclave à l'extrême sud de l'Arabie), à l'exception de la sous-région malgache. Dans une aire de dix millions de kilomètres carrés comprise entre le 14° parallèle nord et le 29° parallèle sud, les vingt-trois espèces (dont sept polytypiques, constituées de quinze sous-espèces) se répartissent dans les différentes zones bioclimatiques de leur aire de distribution.

La systématique des glossines, depuis la première description, en 1830, de *Nemorhina palpalis* par ROBINEAU-DESVOIDY et de *Glossina longipalpis* par WIEDEMANN, a connu un certain nombre de modifications, moins nombreuses cependant que celles qui affectent la systématique des Culicidés, par exemple.

La nomenclature actuelle ne retient que le genre *Glossina*, divisé en trois sous-genres qui se sont substitués aux « groupes » d'espèces des anciens auteurs : sous-genres *Glossina*, *Austenina* et *Nemorhina*. Le sous-genre *Nemorhina* ROBINEAU-DESVOIDY correspond à l'ancien « groupe *palpalis* ». A ce dernier appartenait entre autres l'espèce *G. palpalis* qui fut considérée longtemps comme composée de deux sous-espèces : *G. p. palpalis* (Rob.-Desv.) et *G. p. fuscipes* Newstead. Certains auteurs anglais admettaient encore récemment cette conception de plus en plus abandonnée.

VANDERPLANK, dès 1949, a tenté divers croisements expérimentaux et, le premier, a mis en évidence l'existence de différences morphologiques entre les populations géographiques de cette espèce. D'après la forme des paramères de l'appareil génital mâle il en vient à admettre l'existence des cinq sous-espèces suivantes :

- *G. p. palpalis* (Rob. Desv.),
 - *G. p. gambiensis* Vanderplank,
- toutes deux occidentales, la seconde décrite du Sénégal et de Gambie ;
- *G. p. angolensis* Vanderplank,
 - *G. p. martinii* Zumpt,
 - *G. p. fuscipes* Newstead,
- d'Afrique Centrale et Orientale.

MACHADO enfin, en 1954, a reconsidéré la systématique du sous-genre *Nemorhina*

(1) Cependant on a trouvé aux Etats-Unis d'Amérique, dans les terrains miocènes de Florissant, au Colorado, quatre espèces fossiles appartenant au genre actuel *Glossina*.

et, à la lumière de la « Nouvelle Systématique » a adopté la classification à laquelle se sont ralliés les entomologistes français et un certain nombre d'auteurs anglais. En ce qui concerne la grande espèce *palpalis*, en se fondant surtout sur la morphologie des paramères ⁽²⁾ de l'appareil génital mâle, la répartition géographique et l'étude de croisements expérimentaux, MACHADO revient à la classification, très proche des idées de ZUMPT (1940), qui consiste à diviser la grande espèce *palpalis* en deux sous-espèces polytypiques (au sens de HUXLEY, 1942) : *G. fuscipes* et *G. palpalis*, la première comportant trois sous-espèces :

- *G. (N.) fuscipes fuscipes* Newstead, 1910,
- *G. (N.) fuscipes quanzensis* Pires, 1948,
- *G. (N.) fuscipes martinii* Zumpt, 1935.

En ce qui concerne l'espèce *palpalis*, la répartition générale est, dans l'ensemble, assez bien connue mais la limite marquant la séparation des aires de répartition des deux sous-espèces n'est pas encore complètement tracée. MACHADO (*op. cit.*, p. 77-78) écrit à ce sujet : « Grosso modo on peut dire que la séparation des deux races géographiques ⁽³⁾ de *G. palpalis* se fait vers le Togo — Dahomey, là justement où un golfe de savane divise en deux blocs, occidental et oriental, la grande forêt guinéenne ».

Les seules mentions nouvelles et récentes que nous pouvons ajouter à celles de MACHADO sont celles d'ITARD (1968 *a*) dans la région de Mango qui fait partie du nord Togo. Cet auteur et nous-même (obs. pers.) avons constaté la présence de la sous-espèce *gambiensis*. Nous avons utilisé pour établir la limite de répartition les caractères morphologiques des genitalia mâles auxquels nous avons fait allusion précédemment et que nous allons décrire de façon plus précise.

La morphologie des seuls paramères de l'édéage mâle (fig. 1) nous permet, après éclaircissement et montage convenables en aplatissant soigneusement ces formations, de différencier rapidement les sous-espèces et les formes intermédiaires ; ces dernières sont présentes dans la zone de contact où s'hybrident les deux sous-espèces. Les quelques exemplaires dessinés et d'origines diverses proviennent de la collection de l'Institut Pasteur de Paris (Service d'Entomologie médicale) et des captures de l'équipe du Centre Muraz (Bobo-Dioulasso, Haute-Volta). Leur comparaison nous montre que chez la sous-espèce *gambiensis*, la « pointe » ⁽⁴⁾ est développée du côté du « lobe externe » ; la « tête » est bien plus large que le « col » et porte des « soies » au nombre de 4-5, insérées sur une ligne atteignant presque le milieu de la tête. Le lobe externe est en « épaule tombante ». Le bord interne du « corps » est presque droit et le col s'élargit progressivement vers ce dernier. Chez la sous-espèce *palpalis*, la pointe n'est pas développée et c'est au contraire le côté opposé de la tête qui se développe. La tête n'est pas beaucoup plus large que le col. Les soies sont au nombre de 2-3, insérées irrégulièrement sur une ligne orientée plutôt dans la direction du col. Le lobe externe est en « épaule carrée » et le col en sort brusquement. Le bord interne du corps est incurvé.

(2) Paramères : ces formations, appelées par divers auteurs gonopodes ou forcipules inférieurs, sont de petites pièces lamellaires paires insérées latéralement et à la base de l'appareil phallique du mâle. Chez les femelles, les pièces utilisées dans la pratique courante sont les « plaques dorsales » paires, situées au-dessus de l'anus.

(3) MACHADO employait alors indifféremment les termes de races géographiques et de sous-espèces. Nous n'utiliserons, conformément à la définition de E. MAYR (1963, p. 348), que le terme de « sous-espèce » : « Une sous-espèce est un ensemble de populations locales d'une espèce occupant une subdivision géographique de l'aire de répartition de l'espèce et différant taxonomiquement des autres populations de l'espèce... taxonomiquement, c'est-à-dire par les caractères morphologiques diagnostiques ».

(4) Nous avons adopté la terminologie de MACHADO (1954).

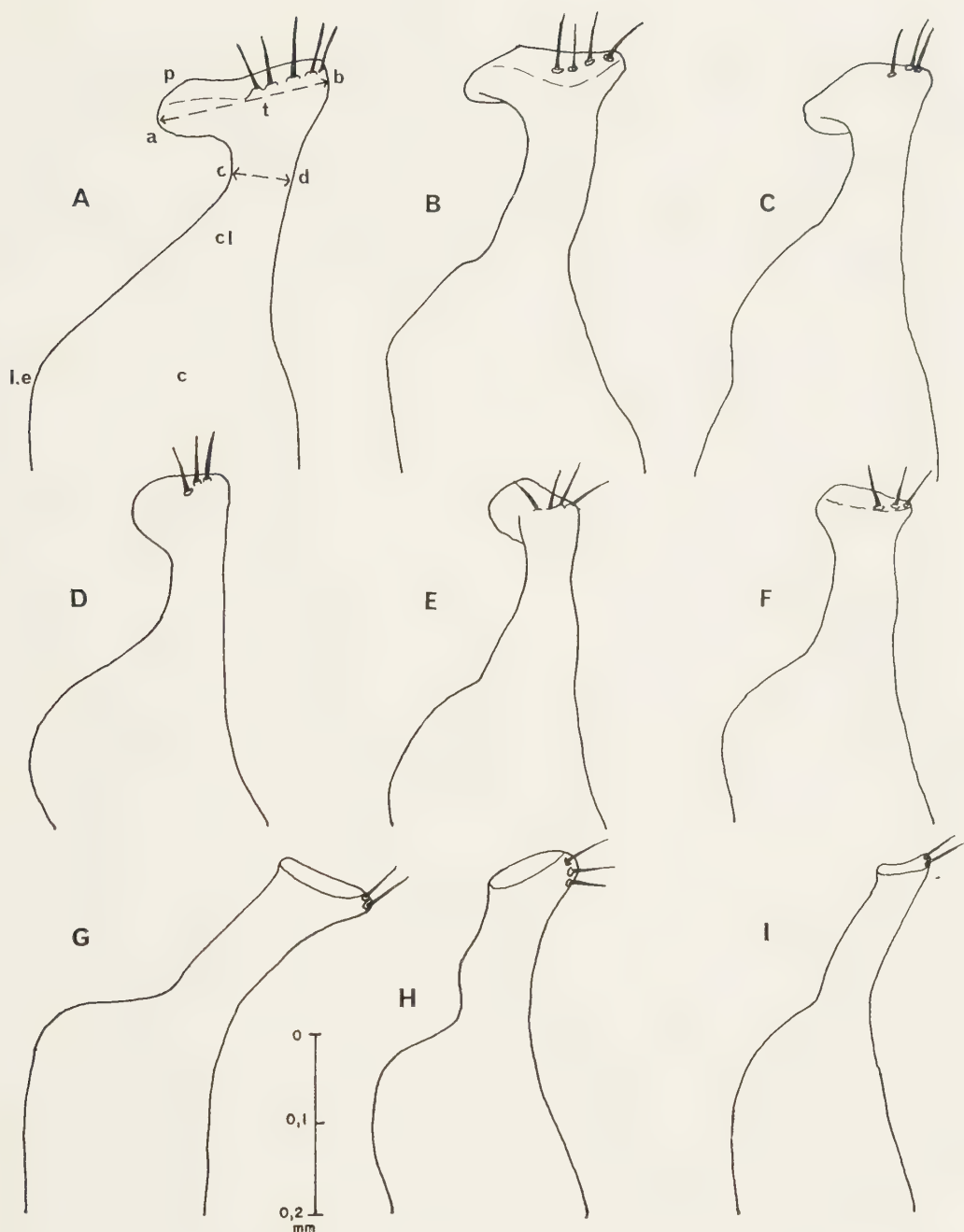


Fig. 1. — Morphologie des paramères du mâle de *G. palpalis*.

A, B, C : ssp. *gambiensis* (A : de Bignona au Sénégal ; B : de Nasso en Haute-Volta ; C: de Mango au nord Togo).

D, E, F : « formes intermédiaires » (D : de N'Zérékoré en Guinée forestière ; E : de Bouaké en Côte-d'Ivoire ; F : de Natitingou, dans le nord du Dahomey).

G, H, I : ssp. *palpalis* (G : du Cameroun ; H : de Libreville au Gabon ; I : du district de Lingolo, Brazzaville, Congo).

Eléments de la morphologie : c : corps ; cl : col ; t : tête ; p : pointe ; l.e. : lobe externe ; a....b : largeur de la tête ; c....d : largeur du col, à sa partie la plus étroite.

Les formes intermédiaires, comme chez la sous-espèce *gambiensis*, ont une pointe en lobe mais moins développée. Les soies sont au nombre de 3-4. Le col s'élargit progressivement vers le corps du côté du lobe externe et a tendance à s'équarrir, comme chez la sous-espèce *palpalis*.

Une étude biométrique des paramères sera faite dans un avenir plus ou moins proche, lorsque nous aurons rassemblé du matériel de nombreuses localités. Dès maintenant, il semble que le rapport de la largeur du col sur la largeur de la tête, exprimé en pourcentage, soit un indice intéressant. Pour les exemplaires dessinés nous l'avons calculé au moyen d'un oculaire micrométrique :

— <i>G. p. gambiensis</i>	
de Bignona (Casamance, Sénégal)	36
de Nasso (Bobo-Dioulasso, Haute-Volta)	41
de Mango (nord Togo)	38
— formes intermédiaires	
de N'Zérékoré (Guinée forestière)	50
de Bouaké (centre Côte d'Ivoire)	54, 42, 47, 51
de Nattitingou (nord Dahomey)	50
— <i>G. p. palpalis</i>	
du Cameroun	55
de Libreville (Gabon)	54
de Brazzaville (Congo)	54

A la lumière de nos connaissances actuelles, nous avons dessiné une carte de répartition des deux sous-espèces (fig. 2) qui prend en considération les travaux de divers auteurs ; Afrique Occidentale : MACHADO (1954), POTTS (1953), RICKENBACH (1961) ; Nigeria : MacLENNAN (1958) ; Cameroun : CHRISTOPHE (1966), MOUCHET *et al.* (1958, 1966), RAGEAU et ADAM (1953) ; Congo et Gabon : MAILLOT (1960) ; Afrique : FORD. 1963 (a).

La localisation de la sous-espèce *gambiensis* au nord du Togo et de la sous-espèce *palpalis* à Bassila, au moyen Dahomey, suggère que la limite de séparation pourrait être constituée par le massif de l'Atakora (640 m) et les chaînes qui le prolongent au moyen Togo. Mais les formes de transition ont envahi la savane ghanéenne au-delà de ces dernières en les contournant par le sud. Cette hypothèse rend bien compte de l'explication que propose MACHADO (*op. cit.*, p. 77-78) qui cite d'autres exemples relevés par les zoologistes et les botanistes. Ces naturalistes ont mis en évidence l'existence de deux peuplements ; celui du bloc forestier éburnéo-libérien et celui du bloc gabonais. A l'instar d'autres espèces zoologiques et botaniques, *G. palpalis* se serait différenciée en deux sous-espèces au niveau du golfe de savane autrefois plus important vers le Togo et le bas Dahomey ; par la suite, à la faveur d'un rétablissement des communications entre les deux sous-espèces, se serait créée, du Liberia au Dahomey, une « zone d'hybridation ». Ce cas n'est, par ailleurs, pas unique chez les glossines puisque *G. fusca* Walker, 1849, comprend, elle aussi, deux sous-espèces, dont MACHADO (1959, p. 52) a prévu la répartition. Ces sous-espèces sont *G. fusca fusca* Walker, 1849 dans le bloc forestier occidental et *G. fusca congolensis* Newstead et Evans, 1921, dans le bloc oriental ; c'est ce qui ressort des travaux de LE BERRE et ITARD (1960) sur le *signum* ⁽⁵⁾ des femelles et ceux de JORDAN (1965) sur ce même organe et les harpes du mâle.

(5) Le *signum* est une pièce sclérifiée qui se trouve dans la partie antérodorsale de l'utérus et les harpes, des expansions plus ou moins longues de l'organe copulateur mâle. Ces structures sont les

Le statut de sous-espèces conféré à ces « formes » écogéographiques est tout à fait conforme aux principes de la spéciation géographique (MAYR, 1963). Nous nous trouvons dans ce cas particulier en présence d'« isolats géographiques » avec un commencement de différenciation morphologique des pièces génitales du mâle (surtout les paramères) et de la femelle (plaques dorsales), caractères suffisamment constants et apparents pour être utilisés dans la pratique courante de la détermination. Les deux sous-espèces se croisent normalement comme l'a montré VANDERPLANK (1949) dans une expérience avec des spécimens de Tamale (Ghana) et de la région de Kaduna (Nigeria du nord).

Nous partageons l'opinion de MACHADO (*op. cit.*, p. 78) selon laquelle la séparation des sous-espèces a pu se faire en Afrique Occidentale, au cours des phases interpluviales durant lesquelles la forêt a régressé ; inversement la forêt a progressé au cours des phases pluviales (SCHNELL, 1948 ; CHEVALIER, 1948). La succession de ces phases serait la conséquence d'un événement de l'histoire de la terre. D'après AUBRÉVILLE (1949, p. 68-69), la dérive des continents (WEGENER) a provoqué la migration de l'équateur de la Méditerranée vers sa position actuelle ; il en est donc résulté un changement de climat à la fin du Tertiaire. « Nous pensons que l'état d'équilibre que nous croyons observer aujourd'hui n'a pas été atteint sans oscillations plus ou moins grandes de part et d'autre de la position actuelle de l'équateur » (*op. cit.*, p. 71). Le même auteur (1949, p. 206) donne une carte de l'« aire ancienne de la forêt dense guinéo-équatoriale » lorsque les blocs occidentaux et orientaux étaient reliés dans le sud du Togo-Dahomey.

La carte de la figure 2 nous montre que *G. palpalis gambiensis* ne pénètre dans la forêt qu'à l'extrême ouest alors que les « formes de transition », dans l'extrême est de leur répartition, pénètrent dans la savane guinéenne. Cette situation semble bien prouver que la sous-espèce *palpalis* a envahi le bloc occidental par le sud du Togo-Dahomey ; est-ce au moment de la continuité de la forêt dans ces pays ? Les deux sous-espèces sont-elles de nouveau isolées ? La quasi absence de *G. p. gambiensis* dans la forêt occidentale et sa présence en savane soudanienne suggèrent que cette sous-espèce est plutôt savanicole et moins hygrophile que son homologue orientale qui ne se trouve pas en savane soudanienne. Cette hypothèse montre donc tout l'intérêt d'une étude écologique en savane soudanienne.

Ainsi que le fait remarquer MACHADO (1954, p. 12), chez les glossines n'ont pas été mises en évidence des « espèces jumelles » (sibling species de MAYR, 1942) que l'on ne peut séparer morphologiquement mais qui présentent des caractères biologiques différents et sont sexuellement isolées. Il semble que la formation de sous-espèces soit la règle ; cela bien entendu, dans l'état actuel de nos connaissances, car peu de croisements expérimentaux ont été réalisés. *G. morsitans* Westwood, espèce de savanes, pourrait, en effet, se subdiviser en plusieurs sous-espèces dont les aires de répartition se trouveraient autour de la forêt, du Sénégal au Botswana. Il serait d'un grand intérêt d'étudier les croisements entre les spécimens provenant d'aires isolées. Le cas de *G. morsitans* ressemblerait alors étrangement (GRENIER, com. pers.), par exemple, au cas des mouettes du groupe *Larus argentatus* Pontopiddan que cite MAYR (1963, p. 509). Cette espèce a été séparée, durant le pléistocène, en plusieurs refuges, en Europe, en

seules qui permettent la séparation des espèces et sous-espèces du sous-genre *Austenina*.

YVORÉ et CHALLIER (à paraître) ont observé des variations du type clinal chez les deux sous-espèces mentionnées mais il existe un « hiatus » entre la taille des organes du mâle au niveau de la séparation géographique (formes microphalliques et macrophalliques, d'après MACHADO, 1959, p. 53).



Fig. 2. — Carte provisoire de la répartition des sous-espèces de *G. palpalis*.

Asie et en Amérique, autour du pôle nord. L'isolat américain est devenu l'espèce *L. glaucoides* avec trois races. Durant le retrait des glaces, *L. argentatus* a envahi l'aire de cette dernière mais l'hybridation n'a pas eu lieu pour une raison éthologique.

D'après MAYR : « Chaque espèce est une expérience écologique, une tentative pour occuper une nouvelle niche... A la spéciation, la production de nouveaux complexes de gènes capables de changements écologiques, est la méthode par laquelle avance l'évolution » (*Animal species and Evolution*, 1965, chap. 19, p. 621).

Cette citation suffira à montrer l'importance de l'écologie, science de synthèse, qui doit faire appel à une systématique moderne, aux descriptions éthologiques et aux pro-

cessus physiologiques. Mais souvent, elle ne subit pas la systématique moderne, elle la crée en modifiant la systématique typologique.

Le statut systématique et chorologique de *G. p. gambiensis* que nous venons d'évoquer rapidement est le résultat de l'occupation des écosystèmes favorables à son maintien et à sa multiplication. Dans cette étude nous adopterons la définition de l'environnement proposée par GOUDGE (1961) : « L'environnement d'une population locale particulière se compose de : a) le « milieu » abiotique (ou purement physique) comprenant la localisation géographique de cette population, les conditions climatiques prédominantes, le sol, etc... ; b) le « milieu » biotique (ou organique) constitué de la matière organique morte et toutes les populations locales végétales et animales présentes. En outre, pour chaque individu de la population, l'environnement comprend en plus de « a » et « b » les autres individus constituant la population... ».

Tout cet ensemble peut se résumer dans la formule d'ANDREWARTHA et BIRCH (1954) : « L'environnement d'un animal est tout ce qui peut avoir une influence sur sa chance de survivre et de se multiplier ».

Les premiers explorateurs qui voyagèrent à travers l'Afrique appelèrent « fly belts » (zones à mouches) les environnements typiques des tsé-tsés qui les harcelaient.

Après la découverte par BRUCE (1894) du rôle joué par les glossines dans la transmission biologique des trypanosomes, agents du Nagana (maladie de la mouche) des Bovidés et des Equidés, puis de la découverte de l'intervention de ces mouches comme vecteurs de la maladie du sommeil (BRUCE, NABARO et CREIG, 1903), les recherches sur le terrain furent entreprises dans diverses régions africaines. Quelques années plus tard (1909) E. ROUBAUD publiait ses travaux sur une glossine de la région de Brazzaville, considérée alors comme *G. palpalis* et qui, très certainement, correspond à *G. fuscipes quanzensis* des systématiciens modernes.

Les progrès de nos connaissances et la mise au point de méthodes et techniques nouvelles a élargi le champ de nos investigations.

Notre intention dans le présent mémoire, est de présenter l'écologie de la sous-espèce *G. p. gambiensis* qui n'a encore fait l'objet d'aucune étude d'ensemble.

Dans un premier chapitre, nous présenterons le « milieu naturel » tel qu'il a été défini plus haut ; la zone de savane retiendra toute notre attention. Nous y avons appliqué toutes les méthodes de travail et les techniques décrites au chapitre II. Le chapitre III traitera de toutes les questions physiologiques qui intéressent l'individu dans son milieu pour mieux comprendre les études écologiques qui seront exposées dans le chapitre IV. Ce dernier débouchera sur une tentative de synthèse pour expliquer la dynamique des populations de ces vecteurs, notion essentielle en épidémiologie, de maladie transmise par arthropodes.

Notre effort n'aura d'autre prétention que celle de contribuer à la connaissance de l'écologie des glossines par le truchement de l'étude d'un « système biotique »⁽⁶⁾ c'est-à-dire de tout le complexe écologique : climat, sol, végétation, hôtes, parasites et prédateurs qui agissent sur une population de *G. p. gambiensis*.

(6) Le concept de « système biotique » (life system) a été introduit pour les besoins de la méthodologie. CLARKE *et al.* (1967, p. 5) le considèrent comme la partie d'un écosystème qui détermine l'existence, l'abondance et l'évolution d'une population particulière.

L'écosystème défini par TANSLEY (1935) comprend tous les complexes naturels (populations animales et végétales) et les conditions physiques et chimiques qui caractérisent une aire dans laquelle vit une population ; cette aire n'est pas limitée ; ce peut être la biosphère (écosystème général formé de tous les écosystèmes particuliers), un continent, une zone bioclimatique, une forêt, un étang, un trou d'arbre, etc...

CHAPITRE I

PRESENTATION DU MILIEU NATUREL

Il est remarquable que les glossines, insectes non végétariens mais hématophages, sont si étroitement liées à la végétation ; cette dernière, en effet, intervient pour une très large part dans l'environnement en offrant des conditions climatiques indispensables aux espèces.

G. p. gambiensis, largement répartie à travers l'Afrique Occidentale, participe aux grands écosystèmes que représentent les zones bioclimatiques si caractéristiques du « Vieux Continent » ; elle y trouve des habitats conformes à ses exigences écologiques.

Dans chaque zone de végétation, les communautés végétales ou phytobiocénoses diffèrent en fonction des conditions climatiques, édaphiques, géomorphologiques et géologiques. Il résulte donc, de la combinaison de ces éléments physiques et biotiques, une variété d'environnements qui ont en commun la propriété de fournir des lieux de repos, de chasse et de reproduction idoines.

Il est donc nécessaire, pour analyser les facteurs biotiques impliqués dans la chorologie et l'écologie de cette sous-espèce, de considérer en outre tous les facteurs abiotiques déterminants.

Ce premier chapitre sera donc consacré aussi bien à l'étude du milieu physique qu'aux différents aspects que peut revêtir l'environnement de *G. p. gambiensis* à travers toute l'aire de répartition.

L'étude simultanée, à différentes latitudes, de l'écologie d'une glossine si largement distribuée eût requis d'énormes moyens en personnel et en matériels. Notre objectif a donc été limité à de petites unités écologiques représentant trois types différents de gîtes, en savane soudanienne.

Afin de replacer les cas particuliers considérés dans la pluralité des environnements, nous présenterons le milieu naturel dans des ensembles géographiques et bioclimatiques successifs de plus en plus restreints et localisés.

Des généralités sur l'Afrique Occidentale et la Haute-Volta feront l'objet de la première partie du chapitre. La présentation de la région de Bobo-Dioulasso, dans la deuxième partie, nous permettra de replacer dans leur contexte local les trois gîtes d'étude dont la description détaillée sera le propos de la troisième partie.

GENERALITES SUR L'AFRIQUE OCCIDENTALE ET LA HAUTE-VOLTA.

I — Éléments de géographie physique

— Histoire géologique de l'Ouest Africain.

L'Afrique de l'ouest, entre le tropique du Cancer et le golfe de Guinée, constitue un bouclier, vaste aire continentale, en place depuis très longtemps. Pendant des millions d'années se sont accumulées, sur les granites et les gneiss, des formations sédimentaires dont les plus anciennes, précambriennes, se sont plus ou moins métamorphisées et fortement plissées. L'érosion a attaqué les reliefs pour donner, avant l'ère primaire, une pénéplaine. Au Cambrien, le socle a été envahi par la mer jusque vers le méridien de Hombori ; mais des épisodes d'assèchement ont alterné avec ceux d'immersion jusqu'au retrait définitif.

En Haute-Volta, le retrait définitif se place au Primaire alors que des transgressions secondaires et tertiaires affectent Niger, Sénégal et une bande littorale de la Côte d'Ivoire, du Togo et du Dahomey. Les couches importantes de sables se sont consolidées pour donner des grès alors que les argiles se sont transformées en schistes.

— La Haute-Volta

La Haute-Volta est située entre les latitudes 15° 5'N et 9° 20'N et les longitudes 5° 30'W et 2° 20'E (fig. 4). BARLET (1962) en a présenté une étude géographique.

Le pays est séparé par la falaise de Banfora-Bandiagara en deux parties : la partie occidentale se rattache à l'ensemble qui atteint la Sénégalie ; la partie orientale, qui est constituée de massifs séparés, de plissements modérés et de roches volcaniques, comprend tout ce qui est antérieur au Cambrien. La première de ces régions résulte des dépôts d'origine marine ou continentale des époques cambrienne et ordovicienne.

Les formations primaires de l'Ouest voltaïque (PALAUSI, 1959) comprennent les grès de base, ceux de Sikasso, de Sotuba et de Bobo-Dioulasso, les schistes de Toun, les grès de Koutiala et de Bandiagara. Ces sept terrains se succèdent et affleurent sur le « plateau de Bobo ».

Le pays voltaïque est peu accidenté ; on note la prépondérance des terrains situés entre 250 et 350 mètres. Le relief est celui d'une pénéplaine dont émergent les plateaux primaires de l'ouest (« plateau de Bobo »), les chaînes volcaniques et les dômes granitiques. Mais la plupart des formations sont ensevelies sous une épaisse couche d'altération ou de matériaux alluvionnaires. Les cuirasses latéritiques sont fréquentes.

Le « plateau de Bobo » est une région plus élevée, d'altitude moyenne de 500-550 mètres. Il est entaillé par des vallées sur tout son pourtour. Des buttes alignées du sud-ouest vers le nord-est dominant ; le Tenakourou, 750 mètres, est le point culminant de Haute-Volta.

Les cuirasses ferrugineuses sont des « bowe » (sing. « bowal ») qui forment des dalles horizontales totalement stériles ; elles sont parfois démantelées par l'érosion.

La plupart des rivières voltaïques sont temporaires ; la Volta Blanche coule pendant sept mois, la Volta Rouge pendant six mois. Dans le nord, le régime des cours d'eau est celui des oueds sahéliens. La Volta Noire, la Comoé et leurs affluents supérieurs sont permanents.

II — Climatologie

— Rappel sur les zones climatiques terrestres.

Les climats, dans le monde, sont sous la dépendance d'un facteur primordial : la radiation solaire « qui apporte son énergie à l'atmosphère et au sol. Le mouvement de révolution de la terre autour du soleil et le mouvement de rotation de la terre commandent le régime de cette radiation. La répartition des terres et des mers et océans crée des différences entre les climats situés à même latitude (température, nébulosité, pluies). Les vents ont un certain régime général dépendant du rayonnement solaire et de la rotation de la terre et de la latitude mais ils subissent aussi l'influence de la distribution irrégulière des terres et des mers » (MAURIN, 1959, p. 382-412).

La circulation méridienne moyenne de l'air dans la troposphère provoque la formation, dans chaque hémisphère, de trois cellules séparées par un front : front intertropical près de l'équateur, front tropical vers le 30° parallèle et front polaire au 60° parallèle (fig. 3, A) (QUENEY, 1959, p. 243-314). A la base du front intertropical, appelé « F. I. T. », convergent les alizés des deux hémisphères ; à la partie supérieure naissent les contralizés.

La circulation méridienne des vents est responsable de la répartition de la température et de la pression. Les vents, en effet, transportent vers les sommets de la troposphère l'excès de chaleur et d'humidité des basses couches (effet radiatif) ; il en résulte une décroissance verticale de la température.

— Les climats de l'Afrique Occidentale.

Les climats de l'Afrique Occidentale dépendent de l'influence de deux centres de hautes pressions tropicales (fig. 3, B). Il existe « une opposition fondamentale entre des masses d'air boréal sèches (alizés et harmattan) dues aux hautes pressions de l'anticyclone des Açores et des masses d'air d'origine australe dues à l'anticyclone de Sainte-Hélène ; les alizés austraux. Ce sont ces derniers qui se gonflent d'humidité au-dessus de l'Atlantique, sont déviés vers le nord-est après la traversée de l'équateur et submergent, au cœur de l'été, toute l'Afrique Occidentale jusqu'au-delà du 20° parallèle. L'usage s'est établi de leur donner le nom de mousson bien qu'il s'agisse en fait d'une pseudo-mousson » (TOUPET, 1968).

Il existe, en outre, des perturbations d'origine polaire et des dépressions soudano-sahariennes qui peuvent provoquer une pluie de saison sèche ; cette « situation de petit hivernage » ou « Heug » a été récemment décrite par CASANOVA (1967).

TOUPET, dans la notice des planches 11, 12 et 13 (*op. cit.*) décrit les phénomènes

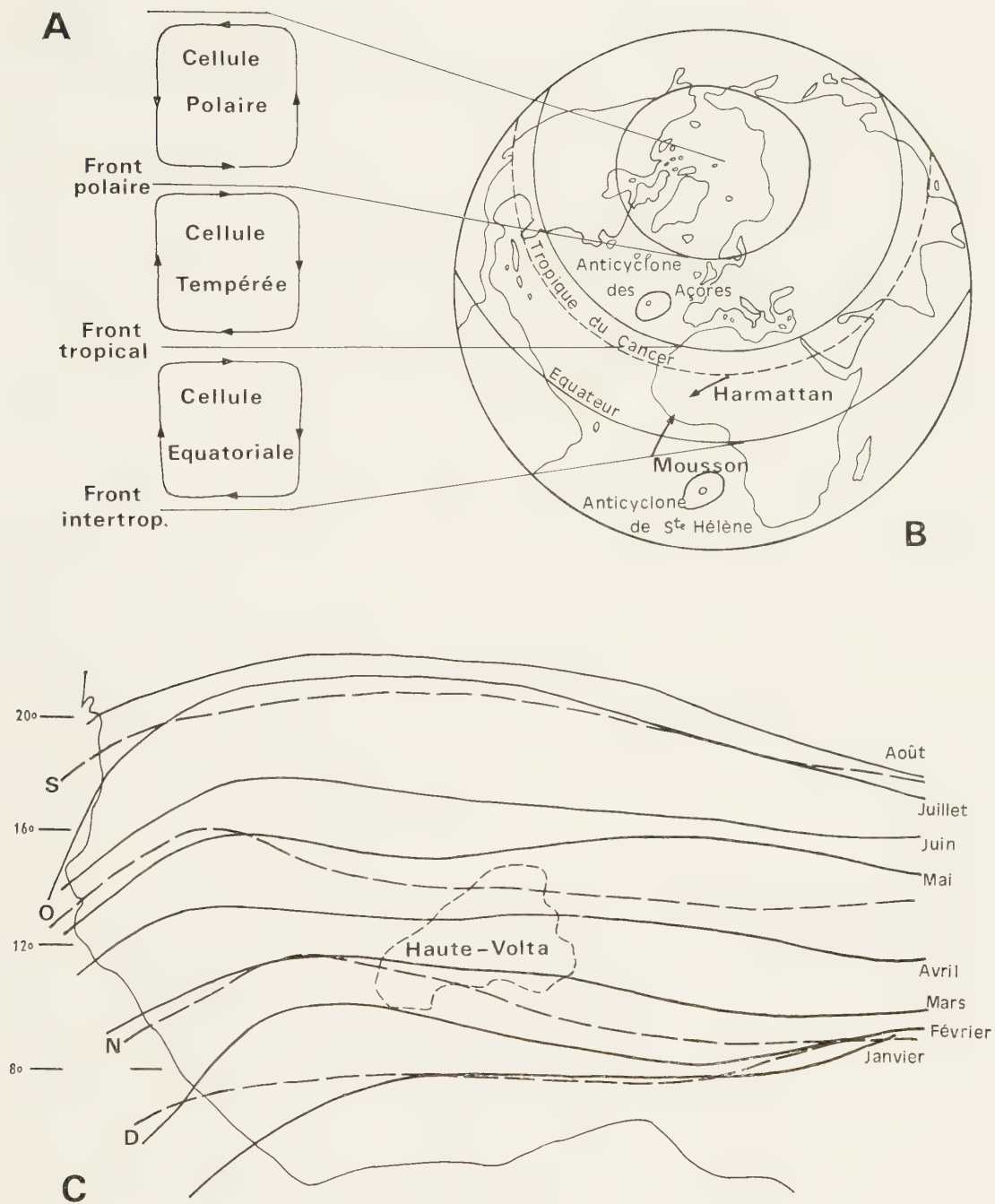


Fig. 3. — Climatologie.

A : Les cellules climatiques et les « Fronts » de l'hémisphère nord.

B : L'Afrique de l'Ouest et les anticyclones.

C : Variations de la position moyenne mensuelle du front intertropical (F.I.T.) en Afrique Occidentale. (Emprunté à l'Atlas International de l'Ouest Africain, I.F.A.N., Dakar, 1968).

saisonniers : « La distribution des précipitations, des températures et de l'humidité, au cours de l'année, est régie par le balancement annuel des masses d'air, en liaison avec le mouvement apparent du soleil. Deux masses d'air s'opposent en effet : un air continental très sec et stable (alizés et harmattan), un air maritime humide et instable (mousson) ; leur frontière s'appelle le F. I. T.

Le F. I. T. oscille du 8° parallèle sur lequel il stationne en janvier, au 22° parallèle qu'il atteint au mois d'août ».

La mousson progresse en s'insinuant en coin sous l'harmattan ; le plan de séparation présente une pente de 1/300. Au mois de mars le F. I. T. remonte et les pluies envahissent progressivement la zone entre 10° et 18° parallèles. Dès le mois de septembre, il redescend brusquement d'abord (il y a « éjection de mousson ») puis progressivement jusqu'à la position limite du mois de janvier.

La carte de la figure 3, C a été recomposée à partir des cartes mensuelles de l'Atlas International de l'Ouest Africain (I. F. A. N., 1968) ; elle montre la position moyenne mensuelle du F. I. T.

On distingue en Afrique Occidentale, entre le tropique du Cancer et le golfe de Guinée, et selon le nombre de mois humides, cinq régions climatiques (fig. 4, A). La formule de BAGNOULS et GAUSSEN (1957) permet de séparer les mois secs des mois humides. HIERNAUX (1955) a proposé un indice climatique d'humidité pour l'Afrique Occidentale.

— La région désertique ou saharienne présente douze mois secs (climat érémiqne de BAGNOULS et GAUSSEN) ; sa limite méridionale est l'isohyète 100 mm.

— La région semi-désertique (climat hémierémique) présente de un à trois mois humides ; sa limite sud est l'isohyète 500 mm.

— La région tropicale présente un climat contrasté à deux saisons : la saison sèche avec jusqu'à huit mois secs et une saison humide d'au moins quatre mois. La température moyenne du mois le plus froid est toujours à 20° C. C'est une zone immense qui comprend un domaine soudanien, où la saison des pluies dure de quatre à six mois, et un domaine guinéen où cette saison dure de sept à neuf mois à cause de l'influence de la mousson.

— La région subéquatoriale, avec quatre saisons bien marquées ; le total des mois humides est de sept à neuf mois (climat bixérique) ; son domaine est discontinu ; basse Côte d'Ivoire centrale, régions littorales du Ghana, Togo, Dahomey et Nigeria, du cap des Trois Pointes jusqu'à l'est de Lagos.

— La région équatoriale comprend les régions littorales et leur arrière-pays montagneux (Sierra Leone, Liberia, est de la Côte d'Ivoire, ouest du Ghana, delta du Niger et Cameroun). Le total des mois humides est de dix à douze mois. Les mois secs reçoivent des pluies et l'amplitude thermique est inférieure à 3° C. La mousson peut effacer la courte saison sèche.

La progression des températures du sud vers le nord est parallèle à la diminution des pluies (plus de 4000 mm en zone équatoriale, moins de 25 mm au Sahara). Les zones montagneuses présentent un abaissement de la température. On distingue :

- une zone maritime à amplitude annuelle de moins de 5° C ;
- une zone de transition à amplitude comprise entre 5° C et 10° C ;
- une zone continentale de plus de 10° C d'amplitude.

L'amplitude est calculée sur les moyennes de températures du mois le plus chaud et du mois le plus froid.

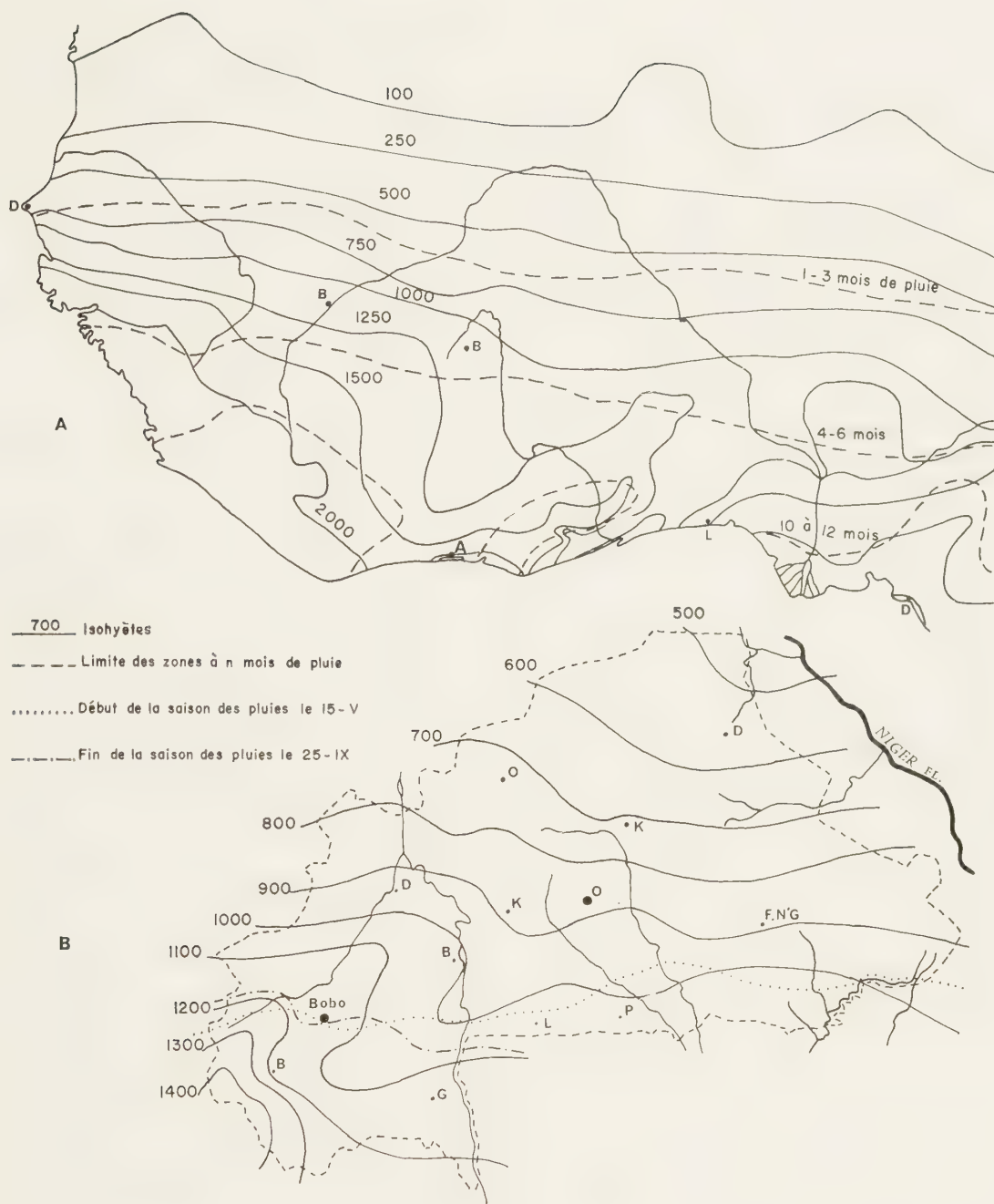


Fig. 4. — Pluviométrie.

A : Afrique Occidentale : Carte des isohyètes annuelles moyennes et nombre des mois de pluie (emprunté à l'Atlas International de l'Ouest Africain, I.F.A.N., Dakar, 1968).

B : Carte des isohyètes annuelles moyennes en Haute-Volta et date du début et de la fin de la saison des pluies dans la région de Bobo-Dioulasso (emprunté à : « Aperçus sur le climat de la Haute-Volta, service météorologique d'Ouagadougou, A.S.E.C.N.A., 1966).

La tension de vapeur s'abaisse régulièrement de l'équateur vers le Sahara ; elle diminue aussi avec l'altitude. Les météorologistes distinguent, en Afrique Occidentale, six zones avec les seuils de 12, 16, 20, 24 et 28 millibars.

— Les climats soudaniens de Haute-Volta.

La Haute-Volta se trouve dans la zone des climats soudaniens. Située à l'intérieur du continent elle ne subit pas l'influence directe de l'anticyclone des Açores.

Le Service météorologique d'Ouagadougou, qui collecte les données de quarante-six stations du réseau météorologique, a réédité en 1966 son « Aperçu sur le climat de la Haute-Volta » (A. S. E. C. N. A., 1966) ; nous emprunterons à la 2^e édition révisée et complétée les données présentées dans le texte et les tableaux.

Pendant la saison sèche prédomine l'anticyclone saharien. Il arrive alors sur le pays un flux d'air de NE à E ; cet air, sec et chaud pendant la journée, frais la nuit, provoque la « brume sèche » (poussières). Pendant la saison pluvieuse, la Haute-Volta est sous l'influence de l'anticyclone austral de Sainte-Hélène. Une dépression permanente suit l'évolution du F. I. T. ; elle est surmontée par un anticyclone. En altitude, l'armattan refroidit l'air de mousson ; il existe alors une « ligne des grains orageux ».

Les mouvements généraux de l'air peuvent être modifiés sous l'influence de perturbations liées au front polaire et qui traversent l'Afrique du Nord. Il s'établit alors un couloir dépressionnaire qui aspire la mousson du sud ; cette situation provoque les pluies orageuses de février-mars et on l'appelle dans le pays « la pluie des mangues » (voir le « Heug », dans la partie de ce chapitre relative à l'Afrique Occidentale).

Les météorologistes distinguent, en Haute-Volta, quatre grandes zones climatiques caractérisées par la répartition des précipitations et par la répartition et l'amplitude journalière et annuelle des températures et de l'humidité (fig. 4, B) :

TABLEAU I

Éléments essentiels des climats de Haute-Volta
(d'après les données de l'A.S.E.C.N.A., 1966).

CLIMAT	PRÉCIPITATIONS		TEMPÉRATURES (moyennes C°)		EVAPORA- TION (Piche) en mm	INSOLATION en heures
	Hauteur en mm	Durée (dates)	Maxi.	Mini.		
Sud Soudanien ouest	de 1400	du 25-IV 25-V	Saison sèche 33-37	17-23	1950 à	2600 (Bobo.)
	à 1000	au 25-IX 5-X	Saison pluies 29,5-34	21	2250	
Sud Soudanien est	1000	du 10/15-V	36-38	18-23	2300	2600
		au 22/25-IX	30-32	21-22	à 2350	
Nord Soudanien	de 1000	du 25-V	34-40,5	16-26	2056	3100
	à 650	10-VI au 15/22-IX	30-34	20-23,5	à 2946	
Sahélien	moins de 0,9	du 10/15-VI au 10/15-IX	40-41,5 32-35	13,5-19 23-25	3380	3545 (Dori)

- la zone de climat sud-soudanien ouest,
 - la zone de climat sud-soudanien est,
- toutes deux situées au sud du 11° 30' de latitude nord ;
- la zone de climat nord-soudanien, entre le 11° 30' et le 14° ;
 - la zone de climat sahélien, au nord du 14°.

Une comparaison rapide de ces climats est donnée dans le tableau I composé à partir d'éléments de l'ouvrage cité plus haut.

III — Les zones bioclimatiques de l'Afrique Occidentale, leur végétation et leur faune

— Végétation.

Aux zones climatiques parallèles à l'équateur correspondent des zones de végétation dont la disposition générale est en relation avec une aridité croissante, du golfe de Guinée au Sahara.

« ... La durée de la véritable saison pluvieuse, où les pluies sont très abondantes pour saturer le sol et combler les besoins des végétaux, a une influence écologique propre qui peut être séparée de celle qui a son expression dans l'indice pluviométrique annuel. Cette surabondance des pluies durant la grande saison pluvieuse a aussi pour effet de reconstituer les réserves d'eau du sol épuisées en partie après la grande dessiccation de la saison sèche ; elle a donc pour conséquence écologique à retardement de permettre ultérieurement l'alimentation en eau de la végétation forestière. On comprend que pluviosité, humidité atmosphérique, nébulosité, déficit de saturation, par leurs régimes, leurs valeurs absolues moyennes et extrêmes, par leurs combinaisons, puissent composer à l'intérieur de l'Afrique sèche une grande diversité de bioclimats » (AUBRÉVILLE, 1949, p. 9).

Parmi les derniers auteurs qui se sont intéressés à l'écologie en Afrique Occidentale, nous citerons ⁽⁷⁾ : ADJANOOUN (1964), AUBRÉVILLE (1948, 1949 *a*, 1949 *b*, 1950, 1959), BÉGUÉ (1937), CHEVALIER (1948), KEAY (1953, 1960), JAEGER et ADAM (1956), PRITOT (1949), ROBERTY (1952), SCHNELL (1948) et TROCHAIN (1940).

Les spécialistes de Phytogéographie africaine se sont réunis à Yangambi, Zaïre, en 1956, pour l'adoption d'une nomenclature normalisée (C. S. A., 1956).

A la suite des travaux de nombreux auteurs, une « carte de la végétation de l'Afrique au sud du Tropique du Cancer » (AUBRÉVILLE *et al.*, 1958), accompagnée de « Notes explicatives » (KEAY, 1959), a été éditée sous les auspices de l'Association pour l'étude taxonomique de la flore d'Afrique tropicale, avec l'aide de l'U. N. E. S. C. O. Nous extrairons de cet ouvrage l'essentiel pour l'Afrique de l'Ouest (fig. 5) :

— La zone n° 7 : « Forêt dense humide » (Moist forest) ; elle s'étend le long de la région côtière de la Sierra Leone au Ghana et du Nigeria à l'Angola ; elle comprend le

(7) Il est hors de propos de donner ici une liste exhaustive des auteurs qui ont travaillé dans cette spécialité.

domaine climatique à 10-12 mois de pluies réparties en deux saisons. La forêt peut être :

- « sempervirente » (Moist evergreen forest) ;
- « semidécidue » (Moist semi-deciduous forest) : pendant une courte période en saison sèche, une partie des grands arbres de l'étage supérieur sont défeuillés.

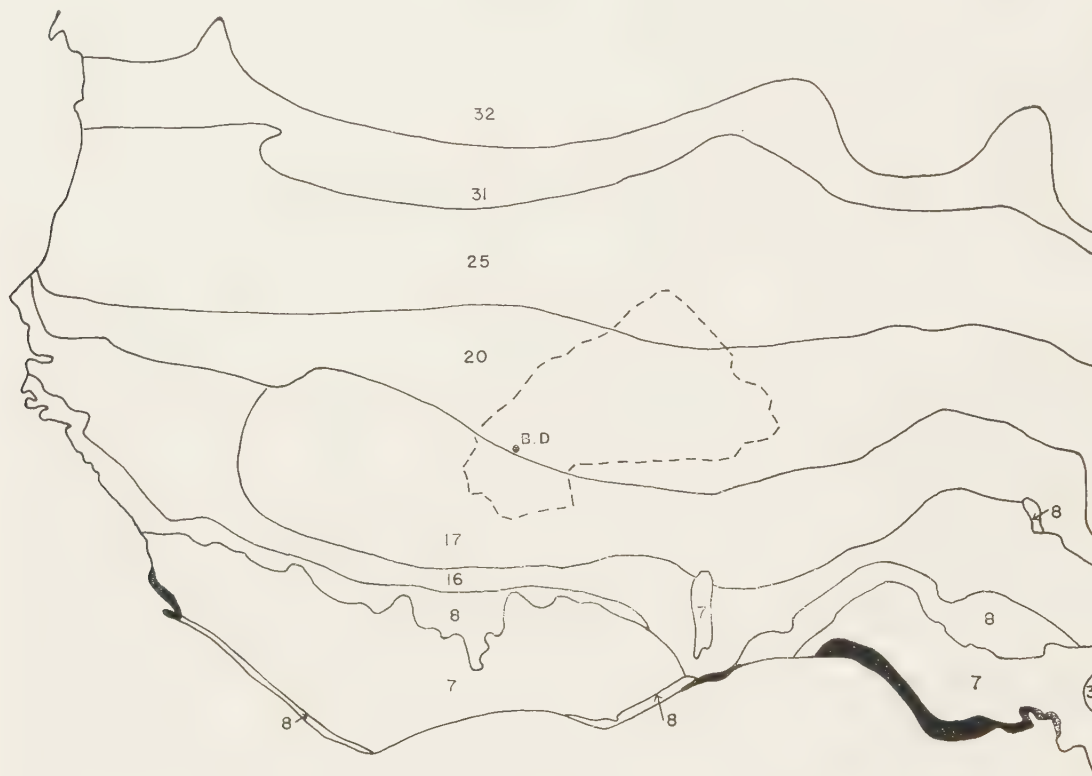


Fig. 5. — Carte de la végétation en Afrique Occidentale. (Empruntée, en simplifiant, à la « Carte de la végétation de l'Afrique au sud du Tropique du Cancer » publiée avec l'aide de l'U.N.E.S.C.O., Londres, 1958).

Zones numérotées : 3 : Communautés de montagne. 7 : Forêt dense humide de basse et moyenne altitude. 8 : Mosaïque forêt-savane. 16-17 : Forêts claires, savanes boisées ou herbeuses (16 : Types relativement humides : non différenciés. 17 : Aires septentrionales avec abondance d'*Isoberlinia doka* et *I. dalzielii*). 20 : Types relativement secs non différenciés. 25 : Steppe boisée avec abondance d'*Acacia* et *Commiphora*. 31 : Steppe subdésertique : types tropicaux. 32 : Désert. En noir : Mangrove.

— La zone n° 8 : « Mosaïque savane-forêt » (Forest-Savanna mosaic) ; elle se trouve en bande mince au nord de la zone précédente. Les îlots forestiers qu'on y rencontre sont sans doute des reliques de la sylve ancienne.

— La zone n° 16 : « Forêts claires relativement humides : non différenciées », « savanes boisées » (Woodlands savannas : undifferentiated ; relatively moist types). Le nombre des mois humides y est de sept à neuf. Des galeries forestières ⁽⁸⁾ importantes longent les ruisseaux et les rivières.

(8) Les galeries forestières ou forêts galeries longent les rives des cours d'eau qu'elles peuvent entièrement recouvrir.

— *La zone n° 17* : « Aires septentrionales à *Isoberlinia doka* et *I. dalzielii* » (Northern areas).

Ces deux dernières zones correspondent aux « savanes boisées guinéennes » des anciens auteurs. La « forêt claire » donne une impression de forêt car les arbres ont des cimes qui paraissent jointives.

— *La zone n° 20* : « Savanes de type relativement sec non différencié » (undifferentiated : relatively dry types). Elle correspond aux « savanes boisées soudanaises ». C'est le domaine climatique de 7 à 8 1/2 mois secs et de 500 — 1 000 mm de pluie. Le tapis graminéen est dense et continu.

— *La zone n° 25* : « Steppe boisée avec abondance d'*Acacia* et *Commiphora* », correspond à la « zone sahélienne » avec 9 à 10 1/2 mois secs et de 200 à 500 mm de pluie.

Les glossines ne dépassent pas la limite nord de la zone n° 20 et, tandis que *G. p. gambiensis* existe dans cette dernière, *G. p. palpalis*, en Nigeria du Nord, ne dépasse pas la limite nord de la zone n° 17.

Dans la suite de notre exposé nous emploierons les termes anciens ⁽⁹⁾ plus concis qu'ont employés les zoologistes (CHAPIN, 1932 ; DEKEYSER et VILLIERS, 1954 ; DEKEYSER, 1955) ou les entomologistes parmi lesquels LE BERRE (1966) a précisé son point de vue ⁽⁹⁾. Ces termes, par ailleurs, conviennent puisqu'il n'est pas encore possible, dans l'état actuel de nos connaissances écologiques sur *G. p. gambiensis*, de distinguer les subtilités phytosociologiques qui pourraient différencier les types d'habitats des zones internationalement reconnues.

La Haute-Volta est occupée par les zones 17, 20 et 25 de la carte de végétation (fig. 5).

Au sud de l'isohyète 1 000 mm la savane est boisée avec de belles galeries forestières. La forêt sèche est généralement caducifoliée ; la savane aux essences pyrophiles, à hautes graminées, est brûlée chaque année (« feux de brousse »). Parmi les genres et espèces principales nous citerons : *Isoberlinia*, *Uapaca*, *Pterocarpus erinaceus* Poir., *Azelia africana* Smith.

Isolés en pleins champs on trouve : *Khaya senegalensis* A. Juss. (Caïlcédrat ou Acajou du Sénégal), *Parkia biglobosa* Benth. (Néré, utilisé dans la confection de sauces), *Butyrospermum parkii* Kotschy (Karité) et *Bombax costatum* Pellegr. et Vuillet (Kapkier). On peut aussi trouver des *Borassus flabellifer* Linn. (palmiers Rôniers qui servent à la fabrication du vin de palme ou « bangui »).

Au nord de l'isohyète 1 000 mm se trouve la savane arborée à graminées plus petites et à arbres plus espacés ; *Adansonia digitata* L. (Baobab), des Combretacées, *Acacia albida* Delile, *Andropogon* sp. sont les plantes les plus courantes. Dans certaines zones moins fertiles la savane devient arbustive.

Vers l'isohyète 600 mm commence la zone présahélienne avec une végétation de steppe arborée ou arbustive. Les espèces caractéristiques sont *Hyphaene thebaica* (Del.) Boiss. (Palmier doum) et les épineux : *Acacia raddiana* Savi, *Balanites aegyptiaca*

(9) Comme LE BERRE, dans un *addendum* à son mémoire (1966), nous précisons que le terme de « savane guinéenne » est à prendre dans le sens ancien et non dans celui d'ADJANOHOUN (1964) qui place cette dernière entre la forêt dense semi-décidue et la forêt claire.

Delile, *Euphorbia balsamifera* Ait. ; on peut aussi rencontrer le « cram-cram » (*Cenchrus catharticus* Del. = *C. biflorus* Roxb.).

Les paysages ont été considérablement modifiés par l'homme qui brûle et protège certaines espèces et notamment le Karité, le Néré, le Caïlcédrat et le Rônier.

Les galeries forestières sont détruites au profit de la culture des plantes vivrières. La savane se dégrade, mais les causes ne sont pas connues avec certitude ; s'agit-il d'une désertification (AUBRÉVILLE, 1949) ou des effets de l'armattan (RICHARD-MOLARD, 1949) ?

— Faune.

G. p. gambiensis est attirée par les animaux qui vivent dans les galeries forestières ou fréquentent ces dernières. Les « préférences alimentaires » peuvent donc varier selon la faune locale. Les espèces rencontrées dans les environs de Bobo-Dioulasso seront énumérées dans la partie de ce chapitre relative à cette région.

Parmi les hôtes les plus importants, les crocodiles et les varans sont présents dans tout l'Ouest Africain.

Les mammifères présentent des peuplements caractéristiques que DEKEYSER et VILLIERS (1954) et DEKEYSER (1955) ont décrits : « Nous avons été amenés, A. VILLIERS et moi-même, à reconnaître dans l'ouest africain intertropical un type de peuplement étendu, du sud au nord, par bandes sensiblement parallèles à l'Equateur et superposables aux grandes zones des botanistes que nous venons de définir et auxquelles nous avons donné le nom de zones primordiales du peuplement : 1° désertique ou saharienne ; 2° sahélienne ; 3° soudanienne (y compris la zone des savanes préforestières) ; 4° forestière ou guinéenne ; 5° des savanes méridionales. Des peuplements de superposition couvrent les zones primordiales et occupent complètement ou partiellement deux ou plusieurs de ces dernières... » (DEKEYSER, 1955, p. 78-79).

IV — L'environnement de *G. palpalis gambiensis* en Afrique Occidentale

1. — LES EXIGENCES ECOLOGIQUES DE *G. P. GAMBIENSIS*.

L'environnement, tel qu'il est défini par ANDREWARTHA (Introduction, p. 8), est constitué de quatre groupes de facteurs : le climat, la nourriture, les autres animaux présents appartenant à la même espèce et à des espèces différentes, et aussi les organismes pathogènes et un « endroit pour vivre » (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954, p. 26).

Chacun des facteurs de l'environnement d'une espèce présente un *optimum* pour lequel cette dernière se développe au mieux ; en s'écartant de cet *optimum* le facteur peut atteindre des limites inférieures et supérieures de tolérance au-delà desquelles l'animal ne peut vivre. Cette adaptation écologique et héréditaire de l'espèce à l'ensemble complexe du milieu, du temps et de l'espace constitue « la base des réactions ». L'espèce... « doit passer à travers les différents « filtres » du milieu, dans l'espace et le

temps et seuls les animaux qui les traversent tous (locaux et saisonniers) survivent » (BODENHEIMER, 1955, p. 8).

Le métabolisme des insectes dépend étroitement des facteurs climatiques puisqu'ils sont des poïkilothermes. Les espèces doivent donc trouver, dans la nature, un environnement compatible avec leur « base des réactions ». Température, humidité, lumière et nourriture, dans les lieux de repos, d'activité et de chasse, doivent agir à des degrés ou à des intensités tels qu'elles puissent satisfaire tous les besoins biologiques en vue d'assurer le maintien et la reproduction de l'espèce.

S'il est facile, au laboratoire, de déterminer les niveaux optimums et les limites de tolérance des facteurs isolés artificiellement, il est beaucoup moins aisé de le faire dans la nature ; tous les facteurs agissent simultanément en un complexe dont les éléments peuvent se trouver en synergie ou en opposition. Aussi les travaux de laboratoire sur l'action des facteurs climatiques ne peuvent-ils apporter que des indications permettant l'approche d'un problème.

Les travaux sur *G. p. gambiensis* relatifs à cet aspect de l'écologie sont inexistants ; nous ferons appel à ceux réalisés sur *G. p. palpalis* ou même sur *G. f. fuscipes* et dont il nous paraît fondé de considérer les résultats comme valables pour toute l'espèce ou même pour le groupe des deux espèces citées.

G. f. fuscipes ⁽¹⁰⁾ survit à une exposition de trois heures à 38° C mais meurt à 40° C quel que soit le degré hygrométrique (MELLANBY, 1936).

Dans son élevage ⁽¹¹⁾, GEIGY (1948) observait des mortalités plus élevées lorsque la température excédait 30° C ; à une température supérieure à cette dernière, la femelle serait stérile définitivement (MELLANBY H., 1937).

Placées pendant une heure à 7°-10° C, les glossines reprennent leur activité mais à 2,5° C elles ne récupèrent pas complètement, même après plusieurs minutes d'attente (MACFIE, 1912). Les températures au-dessous de 8° C sont, d'après GEIGY (1946), fatales ; à 13° C la glossine est immobile et peut vivre à jeun pendant 10-15 jours.

L'action de l'humidité a été étudiée au laboratoire par MELLANBY (1936). A 24° C, au-dessous de 65 % d'humidité relative, les glossines meurent beaucoup plus rapidement qu'au-dessus.

Les études réalisées près de Kaduna, dans la région de Katabu, au Nigeria du Nord (NASH et PAGE, 1953) montrent que dans la nature *G. p. palpalis* vit dans des conditions optimums lorsque la température moyenne est de 25° C et l'humidité relative de 83 %. GEIGY (1948), au laboratoire, avait trouvé 26,° C et 85 % d'humidité relative.

D'après BUXTON (1955, p. 254-255), le facteur lumière serait très important pour *G. palpalis* ; aucune étude exhaustive de son rôle n'a encore été faite car il est très difficile, dans la nature, de l'évaluer quantitativement et qualitativement (longueurs d'onde, intensité, polarisation). MELLANBY (1936), cependant, a réalisé une expérience qui montre que *G. palpalis* choisit un endroit, à l'ombre, près d'une aire ensoleillée mais évite l'ombre profonde et ne demeure pas en pleine lumière. L'auteur suggère aussi que ce comportement pourrait limiter la distribution de l'espèce.

Les femelles choisissent leur lieu de larviposition en fonction de la lumière (PARKER, 1956 a, 1956 b) ; des expériences de laboratoire l'ont mis en évidence et, sur le terrain, *G. p. palpalis* recherche des lieux ombragés, sous les branches basses, les souches, etc...

(10) La *G. palpalis* de MELLANBY est devenue *G. f. fuscipes* (voir Introduction).

(11) Les glossines de GEIGY provenaient de Léopoldville ; s'agissait-il alors de l'actuelle *G. p. palpalis* ou de *G. f. quanzensis* ?

La larve se trouve donc déposée en un lieu abrité dont le sol a des chances de présenter un degré hygrométrique élevé.

Des travaux récents (BURSELL, 1959) montrent que la perméabilité du puparium varie selon les espèces et que, partant, la résistance à la déshydratation constitue aussi un caractère spécifique. Le milieu physique de la pupe est donc un facteur limitant de la répartition des espèces.

Les adultes meurent par inanition plutôt que par dessiccation, même l'acmé de la sécheresse et en habitat de type xérophile (BURSELL, 1961 *a*). Le rythme des repas varie avec la saison ; JACKSON (1933 *a*) avait établi qu'il existe une corrélation entre la « faim » et le taux d'évaporation, le déficit de saturation et l'humidité relative. Chez *G. swynnertoni* Austen, l'intervalle des repas qui, chez le mâle, est de 4,5 jours en juillet n'est que de 3,5 jours en octobre (GLASGOW, 1961 *a*). Si le rythme des repas est plus rapide, le nombre des piqûres infligées aux hôtes sera augmenté mais alors, on peut se demander si le nombre des piqûres supporté n'est pas limité.

JACKSON (*loc. cit.*) a conclu que : « L'abondance ou la rareté du gibier, déterminées par ses immigrations saisonnières n'ont presque aucune importance pour la tsétsé, comparées à la variation des conditions physiques de son habitat ».

GLASGOW (1963) a reconsidéré le problème des relations hôte-glossines à la lumière des travaux récents ; certains animaux sauvages chassent les insectes piqueurs, d'autres arrivent à supporter de la part de *G. pallidipes* Austen, un nombre très grand de piqûres (GLASGOW et WILSON, 1953), mais ce nombre approche la limite de ce qu'ils peuvent supporter (GLASGOW, 1963, p. 106). Les relations entre les glossines et leurs hôtes dépendent de leur comportement. Or, les études de BURSELL (1961 *a*) ont montré qu'une glossine peut ne disposer que d'un délai de quelques heures seulement pour se nourrir et éviter la mort par inanition ; si l'hôte n'est pas rencontré, l'issue est fatale. Il semble donc qu'il faille raisonner en terme de « chances de rencontre » entre glossines et hôte. Ces chances dépendent de l'activité ou du comportement de l'insecte et de la disponibilité de l'hôte ou, ce qui revient au même, de son comportement qui le conduit dans l'habitat du piqueur. Tous les facteurs internes (physiologiques) et externes (climat, végétation, heure, autres animaux) qui déclenchent l'activité des deux éléments de la « chaîne alimentaire » sont donc finalement impliqués.

La glossine passe la plupart de son temps au repos et vole pendant une demi-heure par jour seulement (BURSELL, 1959 *b* ; GLASGOW, 1963, p. 84). Elle ne peut donc avoir accès au potentiel trophique de la niche écologique que dans un temps et un espace limités ; il résulte donc une inutilisation de ce potentiel. Cette situation a été appelée par ANDREWARTHA et BIRCH (1964, p. 491) : « The paradox of scarcity amid plenty » (le paradoxe de la rareté au milieu de l'abondance).

Les sous-espèces de *G. palpalis* se nourrissent principalement sur les reptiles (crocodiles et varans), l'homme, et moins fréquemment sur les bovidés (antilopes, guib harnaché), parfois sur les oiseaux ; GLASGOW (1963) a réuni, en un tableau récapitulatif, les résultats de divers auteurs.

Les hôtes des espèces « riveraines » sont donc inféodés à l'eau. A la limite de sa répartition *G. p. gambiensis* ne trouve peut-être pas toujours assez tôt son hôte pour éviter une issue fatale ; ce dernier peut en effet, lui aussi, devenir rare en raison du manque d'eau ou de sa disparition temporaire.

L'« endroit pour vivre » (« a place in which to live » d'ANDREWARTHA et BIRCH, cités plus haut), si nous considérons que la glossine passe la majeure partie de sa vie au repos, est un lieu de première importance et correspond aux « lieux de repos » hu-

mides et pas trop chauds de *G. p. gambiensis*. L'écidioclimat ⁽¹²⁾ de ces lieux peut donc, en pays chaud et sec, devenir un facteur limitant. En zone de savane soudanienne, les heures chaudes et sèches de la saison sèche sont des périodes critiques que la glossine peut traverser en choisissant son écidioclimat. NASH et PAGE (1953) ont montré que pour *G. p. palpalis*, au Nigeria du Nord, les conditions écidioclimatiques demeurent remarquablement constantes en comparaison de celles de l'écoclimat ⁽¹²⁾ de la galerie forestière. L'insecte dispose, près de l'eau et du sol, d'un lieu protégé des variations extrêmes ; la végétation, en effet, amortit les températures excessives du macroclimat ⁽¹²⁾ ; au lieu d'avoir à supporter une température qui peut atteindre 36,1° C dans la galerie forestière et 39,4° C en terrain découvert, la température de l'écidioclimat ne dépasse pas 32,2° C. L'humidité, près du sol, est toujours plus élevée qu'ailleurs mais elle peut temporairement descendre à 23 %. La température minimum subie durant les six années d'études avait été de 9,4° C.

La larve et la pupa de *G. palpalis* doivent disposer d'un sol dont les espaces interparticulaires présentent une humidité relative proche de la saturation.

En résumé, climat, hôtes et lieux convenables de repos et de larviposition sont les quatre facteurs chorologiques importants (la végétation constitue, pour ces derniers, le facteur déterminant).

2. — FACTEURS CONDITIONNANT L'EXISTENCE DES GITES DE *G. P. GAMBIENSIS*.

En Afrique de l'ouest, les écidioclimats convenables à cette sous-espèce se rencontrent dans la plupart des zones bioclimatiques présentées au paragraphe III. D'après NASH (1948) « *Glossina palpalis* est probablement la mieux adaptable des tsétsés ; elle peut prospérer dans une gamme extraordinairement large d'environnements,... ». Buxton (1955, p. 254-255) exprime la même idée mais d'une façon un peu différente : « L'insecte peut supporter une gamme étendue de conditions climatiques ; quoiqu'il ne doit probablement pas se produire d'importants ou rapides changements dans son habitat. Il semble probable qu'il est essentiel qu'il y ait un degré particulier d'ombrage et que ses limites, peut-être dans le futur, seront rapportées sur une échelle d'illumination plutôt que sur celle de tout autre facteur climatique ».

Si nous faisons abstraction de l'hypothèse présentée dans l'introduction pour séparer les deux sous-espèces, il faut reconnaître, avec les auteurs cités, que cette glossine, comparée aux autres espèces, est largement distribuée alors qu'elle exige des températures et humidités se rangeant entre des limites relativement étroites ; une espèce telle que *G. morsitans* West. supporte de plus grands écarts de températures et d'humidité. La tolérance apparente est due au fait que le facteur *princeps* est l'eau. NASH et PAGE (*loc. cit.*) montrent que dans la galerie forestière l'extension de l'écidioclimat favorable, à la fin de la saison sèche, dépend largement de la hauteur de la nappe d'eau, donc des précipitations de l'année ou des années précédentes. Or, l'eau est un élément qui se trouve en quantité suffisante dans le sous-sol de l'Afrique Occidentale, de la forêt sempervirente côtière aux confins soudano-sahéliens.

L'eau permet à la végétation de croître ; cette dernière, à son tour, fournit un éco-

(12) Le macroclimat est le climat dont les éléments sont mesurés dans les stations météorologiques régionales alors que l'écoclimat est celui qui caractérise un sous-bois, une grotte, etc...

L'écidioclimat est le climat de l'environnement immédiat de l'animal (voir p. 41).

climat qui joue le rôle de tampon et permet à l'écidioclimat de se maintenir à des caractéristiques favorables. La canopée ⁽¹³⁾ joue le rôle d'écran en filtrant les rayons du soleil alors que l'ensemble de la masse végétale sert d'abri et fournit, près du sol, des microhabitats dans lesquels la glossine peut passer ses longues périodes de repos. L'insecte trouve aussi des lieux adéquats pour que sa larve puisse s'enfoncer et ne pas souffrir de dessiccation.

En définitive, la répartition de *G. p. gambiensis* est un problème lié à ce que l'on pourrait appeler « l'économie de l'eau ».

L'eau est fournie par les précipitations atmosphériques en une quantité inégalement répartie dans le temps (saisons) et dans l'espace (carte des isohyètes) comme nous l'avons exposé précédemment au paragraphe II. Elle peut s'accumuler dans les couches du sous-sol et subvenir aux besoins hydriques des plantes pendant la saison sèche. Les conditions édaphiques et géomorphologiques en surface, d'une part, la nature géologique et la tectonique des couches profondes, d'autre part, déterminent les lieux privilégiés d'infiltration et d'accumulation. Il peut se former, au toit des argiles latéritiques imperméables, des nappes aquifères. Sous les climats à longue saison sèche la profondeur et l'importance du stock d'eau jouent le rôle de facteurs déterminants de la « galerie forestière ».

La limite nord de la répartition de *G. p. gambiensis* et de *G. p. palpalis* peut donc être mise en relation avec les isohyètes et le nombre des mois secs ; alors qu'au Nigeria, pour la seconde sous-espèce la limite est proche de l'isohyète 1 145 (45 pouces, NASH, 1948) elle se trouve, pour la première, proche de 1 000 mm, au Togo et en Haute-Volta. Dans la région de Dakar, les « niayes » reçoivent environ 600 mm de pluies ; ces gîtes particuliers ont été décrits jadis par ROUBAUD (1915) et récemment par MOREL et TOURÉ (1967) : « La présence de marigots et de lacs dans ces bas-fonds argileux a permis une végétation caractéristique où domine le palmier à huile (*Elaeis guineensis*). Ce complexe hydrobiologique porte le nom de niaye en langue ouolof ». Les faibles précipitations de la côte sénégalaise, sous le 15° parallèle, sont compensées par l'humidité du sol et de l'atmosphère.

Alors qu'à sa limite de répartition, en zone de savane soudanienne, *G. p. gambiensis* vit sous des climats à trois mois de pluies vers Dakar, à cinq mois vers Tambacounda et Bamako et six mois vers Bobo-Dioulasso, *G. p. palpalis*, en zone guinéenne, vit sous des climats à plus de six mois de pluies et même jusqu'à dix mois vers Yaoundé.

Il semble que les facteurs limitants de la répartition forment un complexe comprenant la température, l'humidité, la répartition des pluies et leur hauteur annuelle ; dans certaines conditions l'un d'entre eux arrive à compenser la défection des autres. Nous avons recherché sur les cartes mensuelles des éléments climatiques de l'Atlas International de l'Afrique de l'Ouest (I. F. A. N., 1968) quel facteur paraît intégrer le mieux les facteurs limitants ; il semble que ce soit une humidité relative maximum égale à 50 %, en janvier.

(13) Canopée : de l'anglais « canopy » (dais, voûte). tiré du bas latin « canopeum » et du grec τὸ κανωπεῖον (moustiquaire) pour désigner la voûte formée par les cimes jointives des arbres de la forêt. LE BERRE (1966, p. 16) a employé ce terme qui permet de former l'adjectif « canopéen » plus euphonique qu'« acrodendrophile ».

3. — LES DIFFERENTS TYPES DE GITES DE *G. P. GAMBIENSIS*.

Dans les descriptions qui vont suivre nous n'avons pas tenu compte de la distinction entre les populations caractéristiques des sous-espèces et des formes de transition entre celles-ci. Il nous faudra peut-être un jour distinguer deux types de gîtes pour lesquels la mise en évidence des facteurs déterminants échappe encore à nos moyens d'investigations actuels.

Les glossines sont en relation étroite avec la végétation ; aussi est-il facile de considérer les variétés de gîtes en fonction des types de végétation. Les botanistes ont décrit ces derniers en des termes que nous leur emprunterons (TROCHAIN, 1957).

a — LES GITES DE LA « FORET DENSE HUMIDE SEMPERVIRENTE » (« MOIST EVERGREEN FOREST » OU « RAIN FOREST ») (14).

a) La mangrove. D'après YORKE et BLACKLOCK (1915 a) et BEQUAERT (1946), au Liberia, *G. palpalis* (forme de transition) est présente dans les criques à mangrove où se trouvent des crocodiles.

Les glossines sont généralement absentes des zones inondées car elles ne disposent pas de « lieux de reproduction » et aussi parce que la végétation aquatique verticale empêche la visibilité et, partant, la recherche de l'hôte.

b) La « forêt marécageuse » (« swamp forest »), pour les raisons qui viennent d'être invoquées, ne contient pas *G. palpalis*.

c) La « forêt primaire » présente une végétation trop épaisse qui empêche les glossines de circuler pour trouver leur hôte.

d) Les rivières assez larges et au-dessus desquelles existe un espace ouvert sont fréquentées tandis que les petits ruisseaux obstrués par les branches basses et le feuillage dense ne le sont pas (FOSTER, 1964).

e) Les « fourrés secondaires » qui succèdent à la culture deviennent trop broussaillieux pour constituer des gîtes.

f) Dans certaines clairières artificielles près des villages de forêt et autour des terrains de culture ou des rizières (obs. pers. en Côte d'Ivoire), il est possible de rencontrer des spécimens qui viennent sur ces « terrains de chasse ». A l'occasion même, on peut capturer des exemplaires sur les pistes, entre deux franchissements de ruisseaux.

b — LES GITES DE « FORET DENSE SEMI-DECIDUE » (« DECIDUOUS FOREST »).

Ce type de forêt existe à la périphérie de la forêt dense humide sempervirente ; les grands arbres sont partiellement caducifoliés mais le sous-bois est toujours semper-virent.

G. p. gambiensis est présente près des cours d'eau mais absente des fourrés qui remplacent les vieilles cultures.

(14) Autres synonymes : forêt dense ombrophile ou forêt dense hygrophile,

c — LES GITES DE « SAVANE BOISEE » (« SAVANNA WOODLAND »).

Arbres et arbustes forment un couvert généralement clair. *G. p. palpalis* et *G. p. gambiensis* sont confinées aux cours d'eau, là où la végétation est la plus dense.

a) A la limite de la forêt et de la « savane guinéenne », au Nigeria, vers le 6° 46' de latitude nord, PAGE (1959) pense que la visibilité est le facteur essentiel. Les galeries forestières épaisses sont évitées alors que dans les types étroits, la glossine a plus de facilité pour circuler et trouver son hôte. Les plantations de cacaoyers sont attractives au milieu et à la fin des pluies. En savane, il est possible de trouver en même temps que *G. longipalpis* Wiedemann, *G. p. palpalis*, en toutes saisons et même à 0,5 mile du cours d'eau, dans des campements et dans des « éclaircissements » (clearings) de villages.

FOSTER (1964), au Liberia, sur la Maio, a capturé *G. p. gambiensis* (forme intermédiaire, *G. palpalis* auct.) à la limite de la forêt, le long des berges des rivières qui portent une végétation sempervirente ; les spécimens étaient plus rares dans les zones de prairies ouvertes ou de culture. En saison des pluies, cet auteur n'a pas observé de dispersion générale ⁽¹⁵⁾.

b) Dans la partie nord de la savane guinéenne, *G. palpalis* n'est présente que dans la galerie forestière ou autour des lacs et trous d'eau permanents. Elle peut supporter les écarts climatiques à l'abri de la végétation qui procure un écoclimat plus favorable. Les lieux de repos se trouvent alors dans des écidioclimats humides et plus frais, près de l'eau et du sol.

Au Nigeria du Nord NASH et PAGE (1953) distinguent pour *G. palpalis* :

— Des habitats permanents majeurs ; l'eau y est permanente sous forme d'eau courante, d'eau résiduelle dans des trous d'eau ou dans le sous-sol à faible profondeur. La canopée protège des rayons solaires et l'isolement latéral est assuré en bordure, par des arbres plus bas et des buissons qui protègent de l'harmattan.

— Des habitats permanents mineurs ; ce sont d'étroites bandes de forêt galerie au milieu desquelles le cours d'eau est enfoncé dans les rochers ou la latérite. Les bords escarpés procurent l'isolement latéral. L'importance numérique des populations dépend de la présence des hôtes.

— Des habitats temporaires favorables ; ils ne sont pas assez isolés latéralement en saison sèche mais servent de refuges quand, en saison des pluies, les habitats permanents sont très humides.

— Des habitats temporaires non favorables ; ce sont des forêts vestigiales sans isolement latéral ; le lit peu profond des cours d'eau est obstrué par la végétation.

Les fourrés secondaires décidus et qui n'ont pas de canopée sont sans valeur.

Dans le nord du Ghana, MORRIS (1946) considère plutôt l'aspect botanique des habitats qu'il classe en « habitats de saison sèche » ou « zone à mouches permanentes » ou encore « foyers primaires » (« dry season habitat », « permanent fly-belt », « primary foci ») et des « habitats secondaires ». Les premiers correspondent à des galeries forestières composées « d'arbres essentiels de zones à tsétsés » (« essential fly-

(15) Nous devons signaler aussi les prospections de BRENGUES en Pays Kissi (ethnie partagée entre le Liberia, la Sierra Leone et la Guinée), in HUTCHINSON *et al.* (1964).

belts trees ») ; vingt-trois espèces de ces arbres ont été inventoriées. La majorité de ces dernières sont des arbres à larges feuilles, toujours vertes ; quelques-unes perdent leurs feuilles. Certaines peuvent atteindre une hauteur de douze mètres avec de grandes branches penchées vers le sol, d'autres sont des buissons à plusieurs tiges de 1,5 à 5 mètres. Les grands arbres forment une voûte au-dessus du cours d'eau alors que les essences plus petites ferment la galerie sur les côtés et assurent une protection latérale contre la chaleur et le vent desséchant. Cette association végétale peut enfermer complètement le cours d'eau lorsque ce dernier est étroit mais elle peut atteindre 100 mètres et plus sur les rives des grandes rivières ou des fleuves.

En saison des pluies, les glossines peuvent envahir des zones plus vastes, d'« habitats secondaires » (« secondary habitats ») qui sont trop secs en saison sèche.

Les gîtes de savanes sont caractérisés par des phases saisonnières d'expansion et de contraction observées pour la première fois par MACFIE (1912).



Fig. 6. — Profil de la végétation des gîtes de *G. palpalis gambiensis* en zone de savane.

A : Gîte de source dans un vallon, en pays de collines (Ex. : Monts Mandingues près de Bamako, Mali).

B : *Idem* ; gîte encaissé.

C : Gîte de source dans un thalweg.

d — LES GITES DE SAVANE SOUDANIENNE.

Ils sont proches des types de savane guinéenne mais avec des contractions saisonnières plus accentuées et un isolement latéral parfois moins prononcé que dans le cas précédent.

Nos prospections et voyages au Sénégal, Mali, Haute-Volta et Togo nous ont permis d'observer divers types de gîtes que l'on peut classer à partir de caractères géomorphologiques. Les faciès que nous décrivons peuvent, sur un même cours d'eau, se succéder selon la variété des terrains traversés et les associations végétales qu'ils supportent.

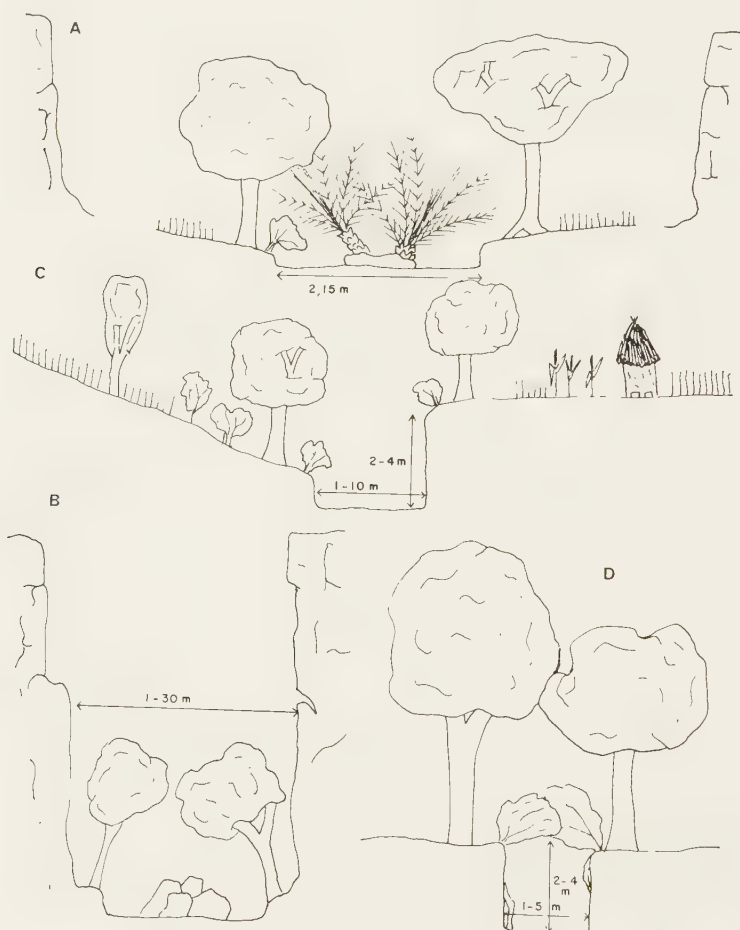


Fig. 7. — Profil de la végétation des gîtes de *G. palpalis gambiensis* en zone de savane.

A : Gîte de galerie forestière bordant un ruisseau, en pays de collines. (Ex. : Monts Mandingues près de Bamako, Mali ; sud-ouest de la Haute-Volta).

B : Gîte le long d'un ruisseau encaissé dans les rochers. (Ex. : *idem* A).

C : Gîte de galerie forestière, le long des berges latéritiques. (Ex. : dans les environs de Bobo-Dioulasso).

D : Gîte encaissé d'un ruisseau de plaine. (Ex. : Affluents de la rive droite du Niger en amont de Bamako, Mali).

Les gîtes de sources.

— Dans les collines (fig. 6, A), ils se trouvent au fond de petits vallons enserrés parfois par deux falaises rocheuses. L'eau sort de dessous un chaos, à l'ombre des arbres ; en saison sèche l'eau sourd plus bas, d'un chaos plus ou moins encaissé et mieux abrité (fig. 6, B).

— En plaines ou dans les vallées larges à fond plat, la source se trouve au creux d'un thalweg très évasé, dans un petit bois de source. Comme dans le cas précédent, la source peut, en saison sèche, résurgir plus en aval que pendant les pluies (fig. 6, C).

Les gîtes de ruisseaux.

— Dans les vallons à fond plat (fig. 7, A), en pays de collines, le ruisseau coule dans

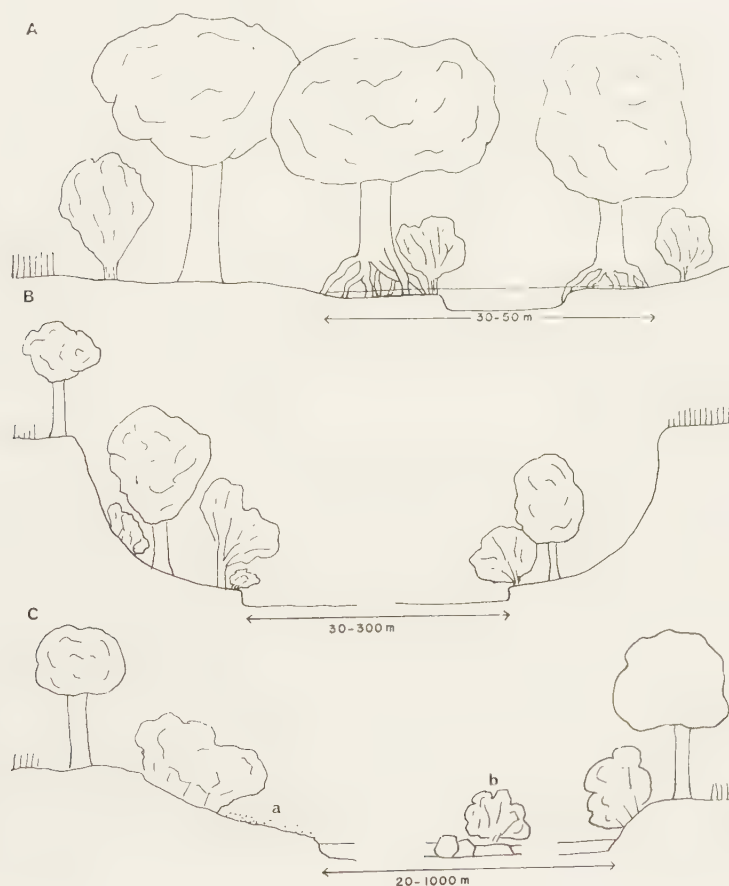


Fig. 8. — Profil de la végétation des gîtes de *G. palpalis gambiensis* en zone de savane.

A : Gîte de galerie forestière en plaine inondée une partie de l'année. (Ex. : Le Kou à Badala, au nord de Bobo-Dioulasso).

B : Gîte le long des berges d'une grande rivière ou d'un fleuve à berges hautes. (Ex. : La Bagoué en Côte-d'Ivoire et au Mali ; la Volta noire en Haute-Volta).

C : Gîte le long des berges d'une grande rivière ou d'un fleuve à berges basses. (Ex. : Le Niger près de Bamako). a : plage de sable, b : îlot.

un lit superficiel à fond souvent rocheux le long duquel croissent des *Raphia* et autres arbres et buissons.

— Dans le cas des lits encaissés (fig. 7, B) et taillés dans les grès ou les schistes, les gîtes sont ombragés ; il y pousse, parmi les blocs de rochers, quelques arbres et buissons.

— Les thalwegs sont drainés par des ruisseaux qui dessinent de petits méandres à travers des terrains tendres formés de latérite ou d'alluvions. La rive convexe, basse ou en pente douce, supporte de petites plantes qui servent de lieux de repos nocturnes ; la rive concave se présente souvent comme un mur latéritique ; le fond du lit peut être rocheux (fig 7, C).

— Les gîtes de thalwegs ou de plaine, dans le lit encaissé en terrains tendres (fig. 7, D), se trouvent fermés au toit par l'enchevêtrement des buissons des deux rives. Le fond plat du lit est souvent à sec en saison sèche, mais la nappe d'eau sous-jacente peut entretenir une humidité favorable et former même des trous d'eau.

— Les gîtes de plaines inondées en saison des pluies (fig. 8, A). Le niveau de l'eau, dans le lit, est en saison sèche, au ras du sol ; de chaque côté du cours d'eau, le sol est très imbibé d'eau et porte des arbres à grandes racines pareilles aux « racines échasses ». La zone adjacente est généralement formée de marais inondés en saison des pluies et cultivés parfois en saison sèche.

Les gîtes de grandes rivières et de fleuves.

— Rivières et fleuves à berges hautes (fig. 8, B).

La galerie forestière se trouve au pied d'une berge haute parfois de plus de 10 mètres. La végétation, sur chaque rive, surplombe le plan d'eau et le lit n'est pas fermé par une voûte végétale.

— Rivières et fleuves à berges basses (fig. 8, C).

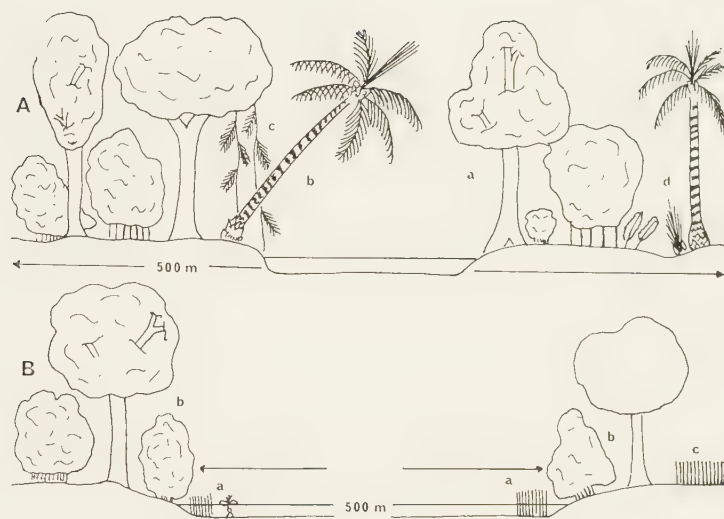
La végétation des rives est d'importance variable. Buissons et arbres de tailles diverses occupent toute la pente de la rive et débordent vers le haut. Au bord de l'eau peuvent apparaître, aux basses eaux, des plages. Des îlots peuvent se trouver au milieu du lit. Les glossines se trouvent généralement dans les sections où la végétation est épaisse.

Les gîtes de forêts reliques (fig. 9, A).

Ces gîtes exceptionnels sont constitués par une forêt composée d'espèces appartenant parfois à des zones bioclimatiques plus humides. La forêt classée du Kou, qui sera décrite plus loin en détail, renferme des palmiers divers, des lianes, des orchidées épiphytes, des fougères, etc...

Les gîtes des rives des lacs et des mares (fig. 9, B).

Ils sont assez rares car les lacs sont souvent dans des régions plates, entourés de prairies marécageuses et d'une bordure de plantes aquatiques verticales. Lorsque les rives sont bien marquées il peut exister une frange de buissons et de grands arbres qui s'étalent au-dessus de l'eau.



C

Fig. 9. — Profil de la végétation des gîtes de *G. palpalis gambiensis* en zone de savane.
 A : Gîte de forêt relique. (Ex. : Forêt classée du Kou près de Bobo-Dioulasso). a : fromager ;
 b : palmier ; c : palmier-liane ; d : fougère.
 B : Gîte des rives de petits lacs, mares et lacs artificiels. (Ex. : Lac Wenia, au nord de Bama-
 ko, Mali). a : végétation aquatique ; b : fourré riverain ; c : prairie.
 C : Gîte de Niayes au Sénégal.

Les « niages ».

Ce sont des formations propres à la région de Dakar ; elles ont été décrites dans le paragraphe III (description de MOREL et TOURÉ).

LA REGION DE BOBO-DIOULASSO

I — Eléments de géographie physique

La partie occidentale de la Haute-Volta est occupée par deux plateaux primaires séparés par la dépression de la Volta Noire. Le plateau méridional (« plateau de Bobo ») est le plus compact et le plus élevé ; à peine ondulé et recouvert par une cuirasse ferrugineuse, il se trouve à 500-550 mètres d'altitude moyenne.

Les rivières affluent au centre du plateau à des altitudes de 500 mètres (Léraba, Comoé et Volta Noire).

Le plateau est bien délimité du NE au SW par la « falaise de Banfora », muraille rectiligne, en gradins, qui domine de 150 mètres un pays parsemé de lacs, mares et marécages (BARLET, 1962).

Dans la première partie de ce chapitre, nous avons déjà décrit brièvement les formations géologiques ; ces dernières jouent un rôle important dans la réalisation des faciès écologiques.

Les diaclases permettent à l'eau de résurgir au contact du socle imperméable ; grès tendres, calcaires et calcaires dolomitiques sont des formations dans lesquelles naissent les rivières : la Comoé, la Volta Noire et leurs affluents, le Kou et la Pendia.

Le plateau de Bobo est un véritable château d'eau ; les sources, sur 2 000 km², sont toutes pérennes. La Volta Noire a un débit maximum de 500 m³ et un minimum de 10 m³. Le Kou, à Dinderesso, a un débit d'étiage de 3 m³. Ces deux cours d'eau s'enfoncent

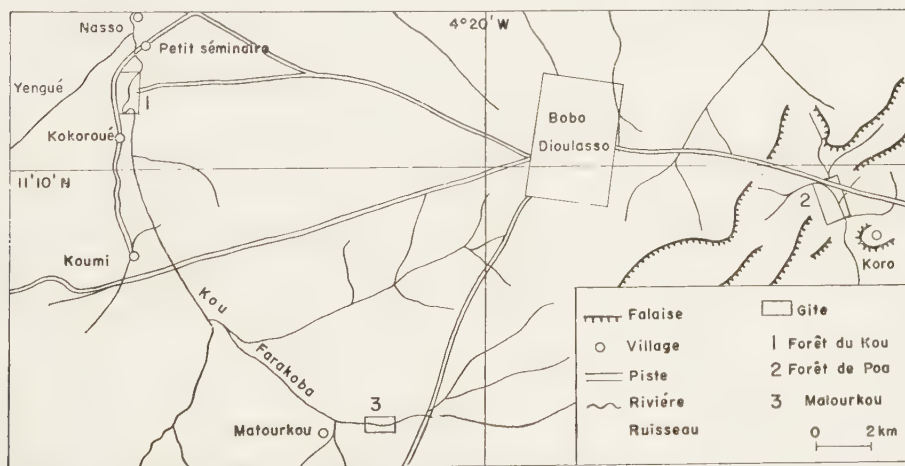


Fig. 10. — Région de Bobo-Dioulasso. Carte des environs de Bobo-Dioulasso (d'après la carte de l'I.G.N., simplifiée).

progressivement dans le plateau en creusant de larges thalwegs aux versants doucement inclinés.

L'hydrogéologie des environs de Bobo-Dioulasso est très particulière (fig. 10). A 9 km environ à l'est de la ville, se trouve la falaise de Banfora dont les couches présentent un pendage WNW ⁽¹⁶⁾. A 30 km de cette falaise, à l'ouest de la ville, émerge l'« anticlinal de Moami » qui disparaît, à partir de la vallée du Kou et jusqu'à la ville, sous une épaisse couche d'argiles sableuses. Ces niveaux latéritiques ont été formés *in situ* aux dépens des grès sous-jacents ; on rencontre des lits de galets, cailloutis et des lentilles de graviers. Un massif doléritique intrusif important joue le rôle de barrage souterrain ; ainsi, les eaux qui tombent sur l'est du plateau s'infiltrant et la nappe aquifère qui se forme au-dessus de la dolérite s'alimente au niveau des grès de Sotuba et de Bobo. A 17 km à l'ouest de Bobo-Dioulasso, le Kou se trouve sur la pente orientale de l'anticlinal de Moami, à une altitude inférieure de 100 mètres à celle de la base de la falaise de Banfora ; la base des grès de Sotuba est à la cote 400. Il existe alors, à la cote 335, une zone de sources artésiennes dans laquelle se trouve la forêt classée du Kou (PALAUSI, 1959).

II — Macroclimat

Les éléments du macroclimat : pluviométrie, températures, tension de vapeur, humidité relative, évaporation, évapotranspiration potentielle, insolation, pression atmosphérique, nébulosité, phénomènes (orages, grains, rosée, brouillard, brume sèche) et vents au sol sont mesurés dans des stations météorologiques officielles. Une station existe à Bobo-Dioulasso ainsi qu'à 17 km, au Petit Séminaire de Nasso, près de la forêt classée du Kou.

Les moyennes de la station de Bobo-Dioulasso, mentionnées sous forme de graphiques et d'un tableau (fig. 11 et 12 ; tabl. II), ont été extraites des tableaux de l'ouvrage édité par l'A.S.E.C.N.A. (*op. cit.*).

Pour replacer ce climat local dans l'ensemble climatologique de l'Ouest Africain on peut consulter les planches 10, 11, 12 et 13 de l'Atlas International de l'Ouest Africain (I.F.A.N., 1968).

— Les éléments majeurs du climat de la région de Bobo-Dioulasso.

Les précipitations.

La région de Bobo-Dioulasso se trouve dans la zone comprise entre les isohyètes annuelles moyennes 1 150 et 1 200. La valeur moyenne de 1 180,8 mm, pour la station, a été calculée sur les « normales standards » de la période 1931-1960.

Les valeurs extrêmes observées ont été pour le :

- maximum annuel : 1 551,6, en 1952 ;
- minimum annuel : 802,8, en 1959 ;
- maximum mensuel : 608,5, en août 1954 ;

(16) La direction et l'angle formé avec l'horizontale, de la ligne de plus grande pente constituent le « pendage » d'une couche ; par exemple : « pendage 45° NW ».

TABLEAU II

Eléments climatiques mensuels de la station météorologique officielle de Bobo-Dioulasso
(d'après l'A.S.E.C.N.A., 1966. Moyennes sur la période 1951-1964).

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	TOTAL
Evaporation (en mm)		307,4	300,3	335,2	248,8	164,3	112,5	84,5	66,8	82,7	113,4	199,6	275,5	2269,0
Insolation (heures)		241,0	204,6	256,9	221,8	233,1	214,1	186,0	148,7	186,9	241,6	242,9	270,3	2600,6
Nébulosité	06 h	3,5	4,1	5,2	5,8	6,3	6,1	6,6	7,0	6,6	5,8	4,8	4,2	
totale	12 h	3,0	3,8	4,7	5,6	5,9	6,2	6,8	7,1	6,7	5,7	4,4	3,8	
en octa	18 h	3,9	4,5	5,2	6,0	6,1	5,8	6,2	6,5	6,3	6,0	5,1	4,8	
Fréquence des orages		0,0	1,3	4,6	9,2	15,7	15,9	17,3	18,4	18,2	14,1	4,6	0,7	
Fréquence des grains		0,0	0,9	4,1	8,1	12,3	13,1	10,5	10,4	12,9	9,2	3,1	0,2	
Jours de rosée		0,1	0,0	0,0	0,1	1,6	8,6	14,1	12,0	13,6	8,6	0,8	0,0	
Brume sèche		4,2	4,6	3,1	0,4	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	4,8	
Brouillard		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	1,7	0,6	0,0	0,1	
Fréquence des calmes		Saison sèche 42 %, secteur NE ; saison des pluies 33 %, secteur SW.												

— minimum en août : 163,4, en 1960 ;

— maximum de précipitation en 24 heures : 139,4, le 18 août 1952.

La saison des pluies commence, d'après les spécialistes, lorsque le 1/10^e du total moyen annuel est atteint. Les botanistes (AUBREVILLE, 1949) considèrent un mois comme sec lorsqu'il tombe moins de 30 mm de pluie ; les plantes, alors, flétrissent et les feuilles tombent.

Sur la carte de progression de la saison des pluies, le début de celle-ci est indiqué, pour la région, par la courbe du 15 mai et la fin, sur la courbe du 25 septembre (A.S.E.C.N.A., *op. cit.*, p. 86-87).

Le régime pluviométrique est du type soudanien : une seule saison des pluies avec maximum en août. Le hyétogramme de la figure 11, A a été construit à l'aide du tableau des « moyennes pentadaires ». Il est possible de distinguer une stabilisation ou même une récession des pluies pendant deux à trois semaines, de fin mai à la première quinzaine de juillet, selon les années.

La pluviosité de la région serait due au relief ou à l'influence des poussées de la mousson. « Les pluies sont généralement orageuses avec des grains en début et fin de saison » (A.S.E.C.N.A., *op. cit.*).

Les extrêmes mensuels peuvent varier d'août à septembre et lorsque la mousson atteint les extrêmes en latitude on peut observer, alors, deux maximums.

La température.

Le graphique des moyennes mensuelles (fig. 12, A) nous montre qu'il existe deux saisons fraîches : l'une en décembre-janvier-février, sous l'influence de l'alizé et de l'harmattan et l'autre en août, sous l'influence de la mousson.

En saison sèche, les minimums moyens varient de 17° C à 23° C et les maximums de 33° C à 37° C (valeurs absolues : 41,6° C, en août 1940 et 10° C, en décembre 1953). Les écarts diurnes peuvent atteindre 30° C.

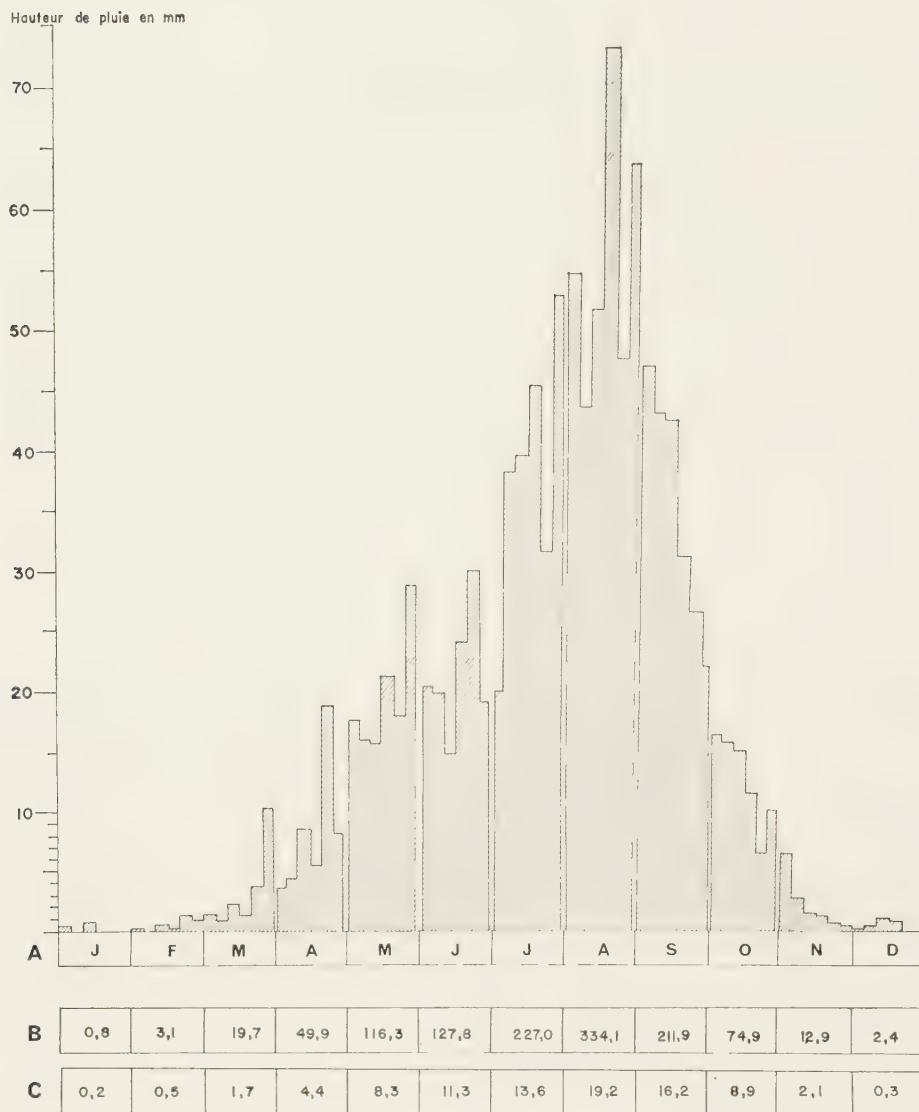


Fig. 11. — Pluviométrie de la région de Bobo-Dioulasso (d'après le tableau des observations relevées à la station météorologique officielle de Bobo-Dioulasso pour la période 1931-1960, A.S.E.C.N.A., 1966).

A : Hyétogramme (pluies pentadaires moyennes en mm).

B : Moyennes mensuelles des pluies, en mm.

C : Nombres moyens de jours de pluies.

En saison des pluies, les écarts sont minimums en août (8° C) avec des températures maximums de 29° C à 34° C et des minimums de 21° C.

— Les autres éléments du climat.

Les moyennes mensuelles des autres éléments climatiques de la station officielle portent sur la période 1951-1964 ; elles ont été rassemblées dans le tableau II et, pour l'humidité relative, dans la figure 12, B.

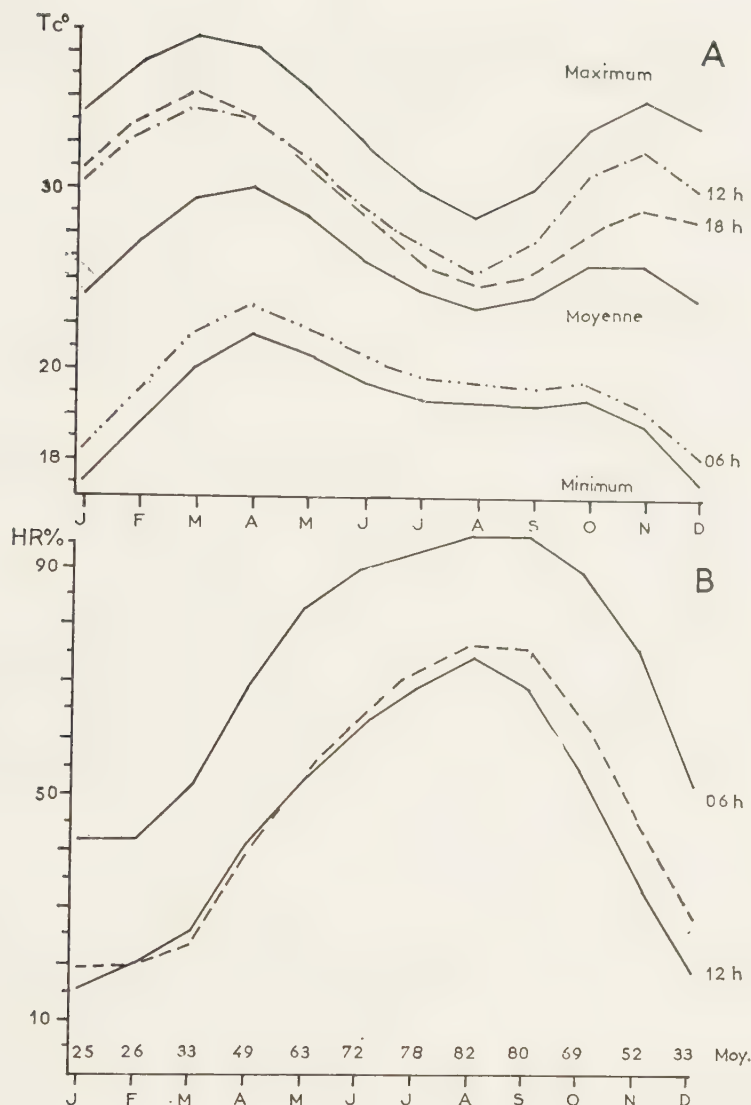


Fig. 12. — Thermométrie et Hygrométrie. Moyennes mensuelles de la région de Bobo-Dioulasso (période 1951-1964).

A : Températures maximum, moyenne et minimum moyennes et températures à 6 heures, 12 heures et 18 heures.

B : Humidité relative moyenne et à 6, 12 et 18 heures.

L'évaporation est maximum en mars en raison des vents forts qui soufflent sur le plateau et minimum en septembre. L'évapotranspiration annuelle est de 1 685 mm.

L'insolation est maximum en décembre et minimum en août alors qu'en ce dernier mois la nébulosité est maximum (minimum en janvier).

Les vents au sol prédominants sont du NE en saison sèche et du S et SW en saison des pluies. En saison sèche, les vents soufflent à partir de 9 heures et en rafales en fin de matinée jusqu'à 14-15 heures. Pendant les pluies, la mousson du S à SW est géné-

ralement plus forte le matin que pendant le reste de la journée. Certains « phénomènes » tels que la rosée et le brouillard sont fréquents de juin à octobre. Les orages peuvent atteindre la fréquence de 19, en août.

III — La végétation et la faune

— La végétation.

Dans la première partie du chapitre, nous avons mentionné les principales espèces végétales des trois zones de végétation de la Haute-Volta.

La ville de Bobo-Dioulasso se trouve à la limite des zones n° 17 et n° 20, c'est-à-dire à la limite de la « savane soudanienne » et de la « savane guinéenne » (nomenclature ancienne).

BÉGUÉ (1937, p. 56-59) cite les espèces rencontrées dans la région et mentionne la dégradation, en 1934, d'une portion de la galerie du Kou, près de Dinderesso.

— La faune.

Les aires géographiques de forte densité humaine ont généralement une faune appauvrie. La présence d'une ville ajoute encore à ce phénomène de fuite. Avec la rareté du gibier, il est difficile de dresser une liste complète des espèces présentes. Mais il est hors de propos de décrire toute la faune régionale. Nous ne citerons que les reptiles et mammifères observés par les chasseurs amateurs et nous-même. Ces deux groupes de vertébrés, en effet, avec accessoirement celui des oiseaux, contiennent les hôtes des glossines.

LES REPTILES

CROCODYLIDÉS :

— *Crocodylus niloticus* Laurenti se rencontre dans les grandes collections d'eau, lacs, fleuves, rivières et dans les petits ruisseaux ou les mares temporaires (VILLIERS, 1958, p. 313).

— *C. cataphractus* Cuvier, à museau allongé, vit dans les grandes collections d'eau.

— *Osteolemus tetraspis* Cope, qui possède sur la nuque des petits tubercules osseux, vit dans les petits ruisseaux à cours lent ou dans les marais.

VARANIDÉS :

— *Varanus niloticus* Linn., « de forme élancée, à écaillure fine, vert foncé piqueté de jaune, est commun partout à proximité de l'eau, en savane comme en forêt ».

— *V. exanthematicus* Bosc, « de forme massive, à l'écaillure grossière, grisâtre ou jaunâtre, se rencontre en savane » (ROURE, 1968, p. 51).

Le premier est le « varan d'eau » et le second le « varan de terre ».

LES MAMMIFÈRES.

SUIDÉS :

— *Phacochoerus aethiopicus* Pallas fréquente les bords de l'eau pour se vautrer dans la boue

HIPPOPOTAMIDÉS :

— *Hippopotamus amphibius* L. est devenu rare. On le rencontre dans la forêt du Kou, le long de cette rivière, vers Badala (25 km au nord de Bobo-Dioulasso) vers la « mare aux hippos » (à 70 km au nord-est de la même ville).

BOVIDÉS :

Bovins :

— *Tragelaphus scriptus* Pallas (Guib harnaché) ne s'écarte guère de l'eau.

Céphalophinés :

— *Cephalophus rufilatus* Gray (Céphalophe à flancs roux).

— *Sylvicapra grimmia* L. (Céphalophe de Grimm).

Hippotraginés :

— *Kobus defassa* Rüppel (Cob onctueux ou Waterbuck).

— *Adenota kob* Erxleben (Cob de Buffon).

— *Redunca redunca* Pallas (Cob de roseau).

— *Hippotragus equinus* Desmarest (Hippotrague, Antilope cheval).

— *Alcelaphus major* Blyth (Bubale).

Antilopinés :

— *Ourebia ourebi* Zimmermann (Ourébi).

FÉLIDÉS :

— *Pantherus pardus* L. est très rare.

LES PRIMATES.

Lémuriens :

— *Galago senegalensis* E. Geoffroy (Bush baby).

Simiens :

— *Cercopithecus aethiops* L. (Callitriches). Ils sont arboricoles et sont présents dans la forêt classée du Kou.

— *Erythrocebus patas* Schreber (Singes rouges ou singes pleureurs) vivent en régions découvertes.

— *Papio anubis* (J. P. Fischer) (Babouin, Cynocéphale) vit en bandes et affectionne les endroits pierreux et rocailleux.

IV — Habitat humain et activité régionale

GÉRARDIN (1963) a publié un ouvrage consacré à l'aspect humain et économique de la Haute-Volta.

La région de Bobo-Dioulasso est essentiellement agricole si l'on fait abstraction de l'activité urbaine. Les Bobo cultivent mil, ignames, maïs, arachide et coton. Le man-guier, importé en Afrique, est devenu un élément très important dans les villages. Sur les bords des marigots dont on a déboisé les berges, se multiplient jardins de légumes et plantations de fruitiers divers et d'agrumes en particulier.

L'élevage du zébu est l'affaire des Peuls qui vivent dans leurs campements de paille, un peu à l'écart des propriétaires traditionnels du sol. Ces derniers habitent dans des cases d'un type particulier à aspect de forteresses parallélépipédiques en terre (banco), serrées les unes contre les autres pour former des villages très compacts, pas très éloignés des cours d'eau.

Le marigot est en permanence fréquenté par les villageois. Autour des villages divaguent moutons, chèvres, porcs, poules et pintades ; l'âne est rare encore et le cheval n'est utilisé que pour la selle.

La pêche, aux alentours de Bobo-Dioulasso, n'est qu'une distraction. Les pêcheurs traditionnels se trouvent sur la Volta Noire.

DESCRIPTION DES GITES D'ETUDE

Après avoir décrit les environnements divers d'Afrique Occidentale et l'environnement plus particulier de la région de Bobo-Dioulasso, nous nous proposons de présenter les gîtes d'étude.

Les résultats que nous exposerons dans les chapitres IV et V ont été obtenus dans trois gîtes des environs de la ville de Bobo-Dioulasso (fig. 10, B).

Pour obéir aux impératifs suivants :

- les gîtes doivent être visités à un rythme tel que les populations ne soient pas modifiées outre mesure par le prélèvement d'échantillons ;
 - la fréquence de visite des gîtes doit être telle que l'on puisse suivre les variations annuelles de la « densité apparente » des populations ;
 - la durée de prélèvement de chaque échantillon doit recouvrir une période à peu près égale à l'intervalle des repas et permettre d'obtenir des effectifs analysables ;
- nous avons choisi trois sites à moins de 20 km de la ville où se trouve notre base du laboratoire d'entomologie du Centre Muraz :
- la « forêt classée du Kou », à 17 km à l'ouest de la ville, représente le gîte de référence pour la plupart des études, en raison de l'importance numérique des glossines pendant toute l'année ;
 - la « forêt classée de Poa », à 9 km à l'est de la ville, est limitée au nord-est par une galerie forestière à peu près intacte ;
 - le « gîte de Matourkou », à 12 km au sud de la ville, se trouve dans une zone de cultures, sur un ruisseau étroit, près d'un barrage destiné à l'irrigation ; les rives du plan d'eau sont occupées par des jardins.

Les figures 13 et 14 montrent respectivement un plan de la forêt classée du Kou et des vues aériennes obliques assez hautes des trois gîtes d'étude.

Le choix de ces trois gîtes permet d'organiser des captures :

- au rythme de toutes les trois semaines, qui ne modifie pas profondément la composition des populations ;
- d'une durée de quatre jours consécutifs, ce qui permet de répartir selon un « carré latin », les quatre équipes de deux captureurs, par demi-journées, en deux points des gîtes ;
- d'étudier, dans un même macroclimat, des écoclimats et des environnements un peu différents par leur végétation.

La situation des gîtes près de notre base du Centre Muraz nous permet :

— de nous rendre rapidement aux points de capture en tout temps, durant toute l'année ;

— d'organiser certaines expériences de capture-marquage-lâcher-recapture qui requièrent une grande rapidité d'exécution afin qu'il n'en résulte aucune forte mortalité parmi les spécimens transportés (de la forêt du Kou à celle de Poa, par exemple) ;

— et, point du vue non négligeable, d'assurer au personnel un mode de vie compatible avec la législation du travail et les exigences d'un confort minimum.

1. — LA FORET CLASSEE DU KOU.

Dans la deuxième partie de ce chapitre, nous avons relaté les conditions hydrogéologiques spéciales qui caractérisent le pays situé à l'ouest de Bobo-Dioulasso.

La forêt classée du Kou est sous la surveillance du Service des Eaux-et-Forêts ; elle est située entre le Séminaire de Nasso et le village de Kokoroué (fig. 10, B).

Le Kou, rivière permanente dont la galerie a été presque entièrement détruite, la traverse en partie alors que plusieurs sources du type artésien résurgissent en divers points et alimentent en eau limpide la masse d'eau boueuse (fig. 13).

Le domaine classé comprend 117 ha dont la moitié environ représente les plantations périphériques de tecks. La partie nord est large de 500 mètres environ, d'ouest en est, et la partie sud de 250 mètres ; la longueur, orientée sensiblement nord-sud, est d'un kilomètre.

Trois clairières sont maintenues par l'activité humaine : l'une est occupée par les installations de la station de pompage qui alimente la ville de Bobo-Dioulasso en eau ; la seconde abrite notre station entomologique et sert de parc à voitures ; et enfin la troisième, la « guinguette », est un lieu de baignade et de campement.

La végétation de la forêt a été succinctement décrite par BÉGUÉ (*op. cit.*). Récemment KABORÉ (*in litt.*) a dressé une liste des espèces, qui sont surtout ombrophiles (*Celtis integrifolia* Lam., *Chlorophora excelsa* Benth. et Hook f., *Cola nitida* (Vent.) Sch. et Endl.,) etc... En résumé, c'est une forêt à palmiers (*Raphia*, *Elaeis guineensis* Jacq., palmier-liane), aracées, fougères, orchidées épiphytes, lianes. Le sol est humide et même imbibé d'eau durant une grande partie de l'année.

Le débit du Kou est variable (voir dans la première partie) ; à la saison des pluies, les crues le font sortir de son lit et envahir les abords ; la forêt peut alors se trouver submergée. Les eaux artésiennes, au contraire, ont un débit constant ; les sources sont en charge. Aux basses eaux de la saison sèche, le lit du Kou est jalonné de quelques plages dans sa traversée de la forêt ; il dessine des méandres dont la rive convexe est parfois occupée par une petite plateforme sableuse.

La faune comprend des reptiles (pythons, vipéridés, élapidés, varans, *C. niloticus*, *O. tetraspis*), des oiseaux, des cercopithèques, des hippopotames et de nombreux écureuils et autres rongeurs.

Un cynocéphale solitaire est observé de temps en temps ; les cercopithèques auraient été introduits par les européens. Les hippopotames sont réduits à une famille de quatre ou cinq individus qui vivent près d'une source. Le guib harnaché et le céphalophe à flancs roux fréquentent les abords de la rivière. Les animaux domestiques (pores, poules, etc.) appartiennent au personnel du Service des eaux, et les chèvres à la station entomologique.

La station sera décrite au chapitre II.

La piste qui relie Nasso à Kokoroué franchit le Kou près de la station entomologique ; elle est empruntée par les habitants des villages voisins. Ces derniers cueillent les noix de palme et viennent pêcher ou se baigner.

2. — LA FORET CLASSEE DE POA.

Constitué de la galerie forestière qui longe le ruisseau et deux de ses tributaires, ce gîte limite au nord-est la forêt classée. La bande de végétation est étroite et de largeur variable, de deux à douze mètres. Le ruisseau dessine des méandres assez serrés à travers un terrain légèrement en pente et présente un cours dirigé d'abord plein est et infléchi ensuite vers le sud pour franchir un seuil rocheux. Les abords sont en partie cultivés ; à l'intérieur du domaine des Eaux-et-Forêts, en pépinières et, à l'extérieur, en cultures familiales diverses.

Arbres à branches hautes ou petits arbres en touffes, palmiers *Raphia*, buissons, lianes et petites herbes constituent l'essentiel de la végétation. Les plantes basses et les herbes poussent de préférence sur la rive droite, plus basse, et au niveau des parties convexes du cours ; ces dernières, en effet, sont plus proches de l'eau. En saison sèche le cours est à sec sur de nombreuses sections mais le fond conserve toujours quelque humidité.

La faune observée est composée surtout de varans, crocodiles de petite taille (*C. niloticus*), tortues, serpents divers, petits mammifères et amphibiens. Les gros mammifères sont rares en raison de la présence de l'homme dans les terrains avoisinants et du passage de la piste d'Ouagadougou.

3. — LE GITE DE MATOURKOU.

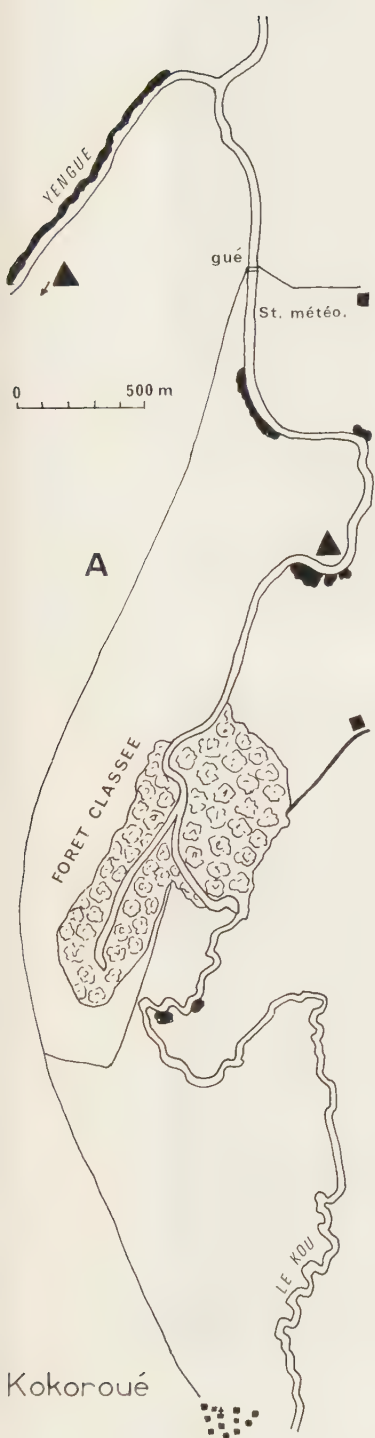
La galerie forestière et ses abords ont été profondément modifiés par l'homme ; un petit barrage retient l'eau pour l'irrigation. Le cours d'eau coule d'est en ouest et, après son étalement dans le plan d'eau, s'insinue dans la latérite en dessinant des méandres. Un jardin avec légumes et arbres fruitiers jouxte le petit lac de retenue.

CONCLUSION

La vaste répartition géographique de *G. p. gambiensis* dans des zones bioclimatiques différentes d'Afrique Occidentale nous montre surtout que cette sous-espèce, dite « riveraine », peut trouver, sous diverses latitudes, des environnements adéquats. Dans tous les contextes édaphiques et climatiques des types de gîtes rencontrés, l'élément vital demeure l'eau qui constitue une sorte de « leitmotiv écologique ».

Le choix des gîtes d'étude, situés à la limite de la savane guinéenne et de la savane soudanienne, nous permet de présenter l'écologie d'une sous-espèce dont l'élévation à ce rang taxonomique est récente et, en outre, dans une zone bioclimatique peu étudiée.

Avec l'aide de techniques et méthodes nouvelles, encore susceptibles d'améliorations, il sera possible un jour de mieux comprendre le rôle de l'environnement.



LEGENDE

- Rivière
- Végétation riveraine
- Marécage
- Piste
- Village
- Bergerie
- Station météorologique
- Station entomologique
- Station de pompage
- Source
- ① Point de capture
- (P) Pupées en expérience
- ▲ Point de recapture

Fig. 13. — Gîte de la Forêt classée du Kou et ses environs.
A : La forêt et ses environs.
B : La forêt classée du Kou (détails).
C : Vue aérienne de la forêt.



Fig. 14. — Vues aériennes des gîtes d'étude de *G. palpalis gambiensis* dans la région de Bobo-Dioulasso.

A : Gîte de la forêt classée de Poa.

B : Gîte de Matourkou.

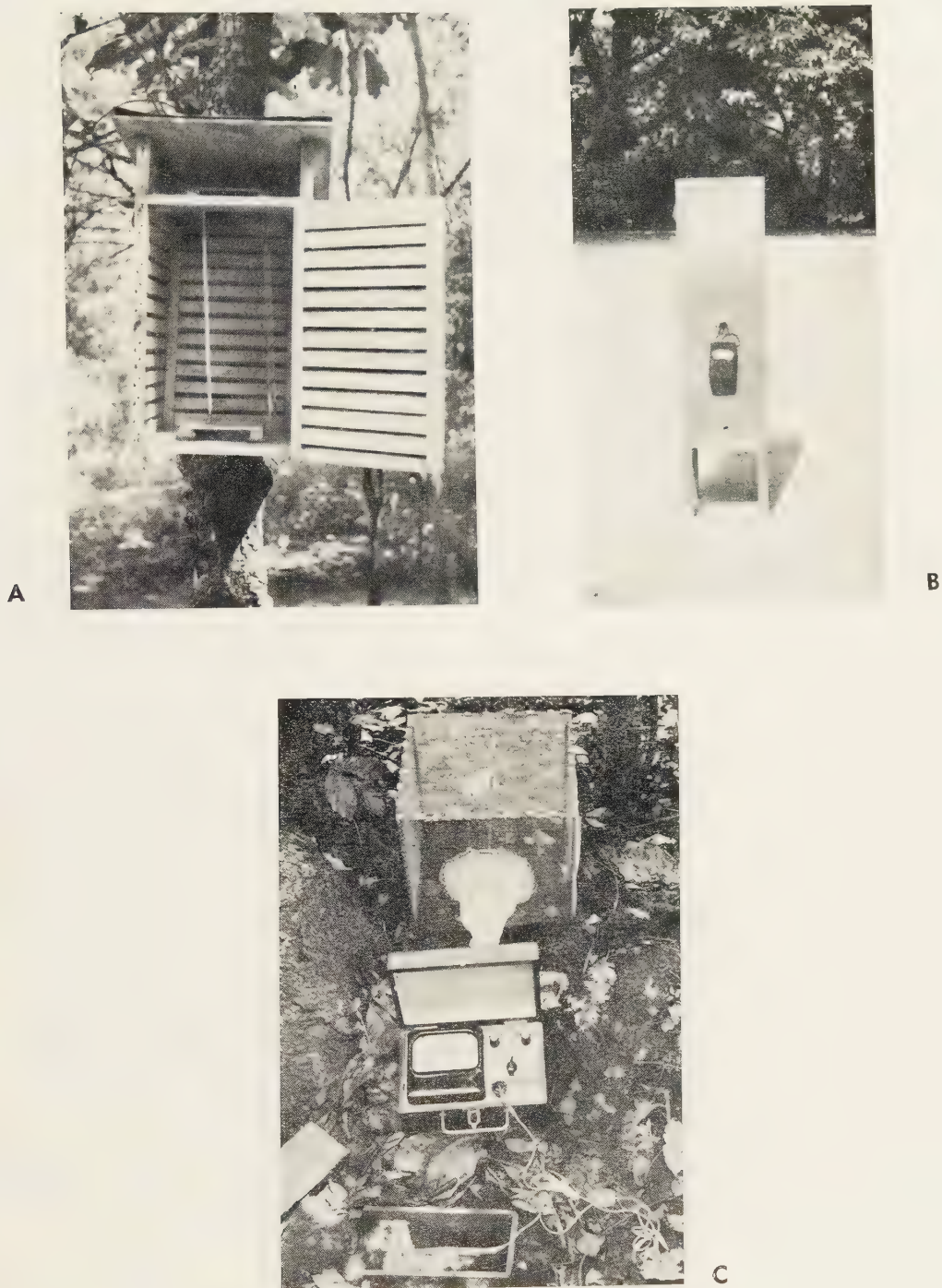


Fig. 15. — Appareillage pour les mesures climatiques.
 A : Abri météorologique simplifié (hauteur : 55 cm ; base 29×29 cm).
 B : Luxmètre monté dans un appareil pour intégrer la lumière.
 C : Relevé de la température dans le sol à l'aide d'une thermistance, près d'une cage d'éclosion.



Fig. 18. — Matériel pour étudier les éclosions. Plateau à pupes (longueur : 11 cm ; diamètre : 5 cm)

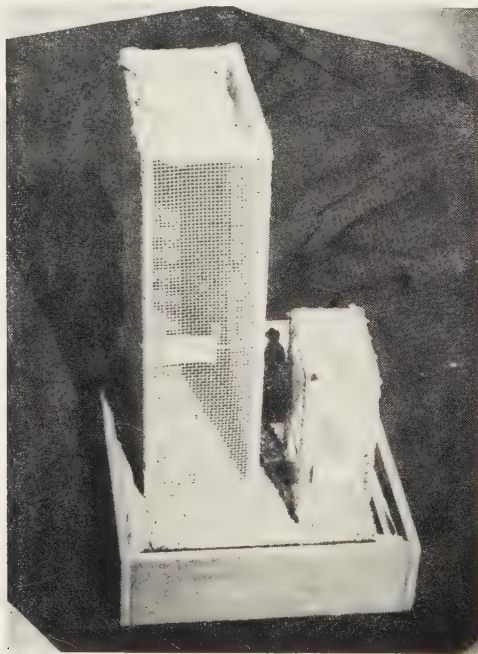


Fig. 19. — Cages d'élevage. Type Roubaud modifié et grand modèle.

CHAPITRE II

METHODES ET TECHNIQUES GENERALES

La méthodologie, en écologie, est d'une grande importance. Certaines techniques d'observation sont en réalité de véritables mesures dont on doit connaître la portée et la précision. Les résultats, pour être comparables dans le temps et dans l'espace, doivent être obtenus par des méthodes normalisées.

Avec le progrès des connaissances et des techniques, les moyens d'investigation sont sans cesse améliorés et mieux adaptés aux études.

Ce deuxième chapitre de notre mémoire traitera des méthodes et des techniques diverses dont certaines, déjà décrites et utilisées par d'autres auteurs, ont été modifiées par nous pour les adapter au cas particulier de *G. p. gambiensis*.

Comme nos recherches se placent dans le cadre bien défini du « système biotique » défini plus haut (Introduction, p. 7), nous devons mettre en œuvre des moyens assez diversifiés pour en étudier tous les facteurs impliqués.

Nous décrirons les méthodes ou les techniques mises en œuvre pour :

- l'étude de l'environnement (végétation, faune, climat, conditions édaphiques),
- l'observation de l'état physiologique,
- l'étude quantitative des populations,
- l'élevage et le transport des glossines,
- l'analyse statistique des résultats numériques.

METHODES ET TECHNIQUES D'ETUDE DE L'ENVIRONNEMENT

I — Etude de la végétation

Au cours de notre travail, la végétation a été considérée dans ses effets climatiques, comme un ensemble qui fournit des « emplacements vitaux ». Une étude détaillée des préférences de *G. palpalis gambiensis* pour certaines associations végétales n'a pas été entreprise ; MORRIS (1946) a déjà publié une liste d'espèces botaniques relevées dans le nord du Ghana.

L'étude des phytocénoses constituant des habitats de glossines a été jadis entreprise en Afrique de l'est ; SWYNNERTON (1936) a décrit les méthodes d'enquête.

Les seules méthodes que nous avons utilisées pour présenter le milieu végétal est la photographie terrestre et aérienne oblique et les profils de végétation.

II — Etude de la faune

SOUTHWOOD (1968) a exposé les différentes méthodes employées pour échantillonner les populations animales. Comme le système biotique n'inclut que les espèces qui jouent un rôle dans la vie de l'animal étudié, seules les relations avec les hôtes naturels, les prédateurs et les parasites seront abordées.

Les hôtes naturels sont déterminés grâce à l'analyse des protéines spécifiques de leur sang dont le résidu est prélevé de l'intestin moyen de la glossine. Le principe de cette méthode sera décrit plus loin.

La recherche des prédateurs est un travail de longue haleine qui requiert des moyens encore insuffisamment développés. Les mentions que nous ferons au chapitre IV sont le résultat de rencontres fortuites lors de la recherche des glossines au repos.

Les parasites internes ont été observés à l'occasion des nombreuses dissections que nous avons effectuées.

III — Mesures climatologiques

1. — NOTION DE CLIMATS EN ECOLOGIE.

Le climat est défini comme : « L'ensemble des phénomènes météorologiques qui caractérisent l'état moyen de l'atmosphère et son évolution en un lieu donné » (Petit Larousse illustré).

PERLAT et PETIT (1961) et GRISOLET *et al.* (1962) ont exposé les techniques des mesures et leur exploitation statistique.

Avant de décrire les techniques que nous avons utilisées dans la région de Bobo-Dioulasso, il semble bon de considérer la notion de climat.

Les météorologistes distinguent deux sortes de climats :

— un macroclimat, qui est étudié dans les stations météorologiques officielles, dotées d'instruments normalisés, placés dans des abris situés dans des conditions bien définies ;

— un microclimat qui caractérise un lieu dont la superficie est comprise entre 25 et 100 km². PÉGUY (1961, p. 312-317) distingue des microclimats topographiques, confinés et urbains. D'après ce même auteur (p. 316), le microclimat est « la résultante de 2 facteurs dont l'un est le climat local et l'autre les conditions naturelles ou artificielles de l'exposition et du confinement ».

Le point de vue de l'écologiste se place à une tout autre échelle. BODENHEIMER (1956, p. 17) cite trois types de climats écologiques :

- le climat météorologique ou macroclimat ;
- l'écoclimat qui s'applique à celui d'un désert, d'une forêt ou d'un certain versant ;
- le microclimat qui intéresse l'individu.

Le terme d'« écoclimat » (UVAROV, 1931) a été utilisé pour désigner le climat de l'environnement (home) d'une plante ou d'un animal et aussi le climat d'un trou dans le sol, dans un arbre.

NAPIER-SHOW (1929) et KIRKPATRICK (1935) ont fait remarquer que le terme de « microclimat », pour désigner l'environnement immédiat d'un être vivant, est mal choisi. Aussi SWYNNERTON (1936, p. 45) propose-t-il le mot « écidioclimat » pour désigner le climat du microenvironnement et de réserver le terme d'« écoclimat » au climat du sous-bois, du bord de la rivière, de la clairière par exemple.

Nous pensons que les termes de SWYNNERTON devraient être retenus pour diverses raisons.

La « microclimatologie » est une discipline en plein essor. GEIGER (1942, 1951), de l'école allemande, et KROG, puis à sa suite NOGAART et HAARLOV (*in* MACFADYEN, 1957), de l'école danoise, ont réalisé de remarquables études dans ce domaine.

Depuis les progrès de l'électronique de nouveaux moyens d'investigation sont à notre portée et de nombreux appareils permettent maintenant d'effectuer des mesures dans des espaces minuscules. MACFADYEN (*op. cit.*) et DOWDESWELL (1959) ont exposé les problèmes et les techniques relatives à ce genre de mesures.

Enfin, chaque type d'étude climatologique requiert une méthodologie particulière avec une instrumentation qui lui est propre.

Ainsi, il nous paraît fondé d'user de termes adéquats pour désigner ces entités climatologiques distinctes.

Nous distinguerons donc :

- des climats météorologiques ;
- des climats écologiques, qui sont :

— *l'écoclimat* : par exemple, le climat d'une galerie forestière, d'un fourré, d'une caverne, etc... ; il peut être étudié avec les instruments classiques de météorologie ; le « psychromètre fronde » demeure cependant l'appareil essentiel et le plus caractéristique ;

— *l'écidioclimat* qui est le climat de l'environnement immédiat (microenvironnement des auteurs) de l'animal.

En entomologie, les microhabitats sont très variés : surfaces foliaires, branches, rugosités de l'écorce, terriers, trous d'arbres pourris, fleurs, etc...

Les termes proposés par SWYNNERTON sont heureux. En effet, le préfixe « éco » du grec *ο οἶκος* = la maison) est depuis longtemps un terme consacré dans le langage écologique ; quant au préfixe « écidio » il est tout simplement le diminutif du précédent (du grec *τὸ οἰκίδιον* = la maisonnette).

Un autre avantage de l'utilisation de ces termes est qu'ils permettent de bannir le préfixe « micro » qui est déjà utilisé par les météorologistes dans un sens très différent de celui des écologistes ; il serait difficile de lui trouver un diminutif. En outre, écidio- et éco- comportent en eux-mêmes la possibilité, de s'adapter, sans préjuger de l'échelle du microhabitat, à la taille de l'animal. L'écidioclimat d'un insecte est le climat de la feuille, de la fleur, de la cavité contenant des substances en décomposition ou de l'espace situé entre aubier et écorce, alors que pour l'homme ce sera l'espace compris entre sa peau et ses vêtements ou entre les draps de son lit :

2. — ETUDE DU MACROCLIMAT DE LA REGION DE BOBO-DIOULASSO.

Nous avons utilisé dans le premier chapitre les données publiées par l'organisme officiel de météorologie de Haute-Volta. Nous avons pu obtenir également les données quotidiennes de la station officielle de Nasso, située au Petit Séminaire, à environ 1 500 mètres de la station entomologique.

3. — ETUDE DE L'ECOCLIMAT DES GALERIES FORESTIERES.

L'écoclimat a été étudié surtout pour son influence sur l'activité des imagos.

Relevés effectués par l'« enregistreur » de chaque équipe de capture, dans les trois gîtes d'étude.

L'humidité et la température sont les seuls éléments que nous ayons constamment relevés dans tous les gîtes. Un « psychromètre fronde », gradué en $1/5^{\circ}$ de degré centigrade, est utilisé ; auparavant nous l'avons comparé au psychromètre d'Assmann ; les résultats sont identiques si on effectue les lectures du thermomètre humide après 120 tours. La mèche de gaze est humectée à l'aide d'une pissette d'eau distillée maintenue à la température ambiante. La température du thermomètre sec est relevée après une rotation de 20 tours. Durant les journées de forte nébulosité une lampe torche à pile est maintenue derrière le thermomètre afin de mieux repérer la colonne de mercure. Les erreurs de lecture sont infimes et la plupart des « enregistreurs » peuvent apprécier le $1/10^{\circ}$ de degré. Les relevés sont faits tous les quarts d'heures ; chaque équipe dispose d'un réveil dont le cadran est divisé en quatre secteurs limités par le milieu de chaque quart d'heure ; les réveils sont mis à l'heure tous les matins.

Les équipes enregistrent en outre l'existence du vent ou les passages nuageux importants qui obscurcissent la région.

Relevés des postes météorologiques de la station de la forêt classée du Kou.

Des abris météorologiques simplifiés (fig. 15, A) en bois peint en blanc ont été placés à quatre endroits de la forêt (fig. 13, B), à 1,50 m du sol :

- un poste à 100 m de la lisière de la forêt, en terrain découvert ;
- un poste près du pont ;
- un poste au bord du lit majeur du Kou ;
- un poste dans la clairière de la station entomologique.

Chaque abri contient un évaporomètre Piche ⁽¹⁷⁾ et un thermomètre sec gradué en $1/10^{\circ}$ de degrés ; les relevés sont faits à 8 heures, midi et 18 heures.

— *Pluviométrie* : comme les stations officielles régionales sont proches de nos lieux de capture nous n'avons pas prévu de pluviomètres. Nous avons exploité les relevés quotidiens de la station officielle de Nasso.

Mesure de la lumière.

La lumière est un facteur écologique important qui souvent conditionne l'activité des insectes (*in Light as an ecological factor*, 1968). Mais il est difficile de le mesurer

(17) L'évapotranspiration (= évaporation physiologique) est « l'évaporation maximum réalisable dans un organisme végétal continuellement ravitaillé en eau » (PÉGUy, 1961).

dans les conditions écoclimatiques. Dans les sous-bois la lumière est filtrée par le feuillage qui en altère l'intensité et les caractéristiques spectrales. Le bleu et le rouge sont absorbés ; le vert et l'infrarouge sont transmis. Nos connaissances sur la sensibilité des yeux des insectes aux différentes ondes lumineuses sont encore insuffisantes (DIRMH-RIN, 1961).

Pour mesurer la lumière en écologie on dispose actuellement d'appareils mieux adaptés (voir ouvrage cité ci-dessus, pp. 418-420). Dans une forêt, l'appareil peut se trouver à un moment à l'ombre puis, l'instant suivant, dans un rayon de lumière. JACKSON et SLATER (1967) ont décrit un appareil qui « intègre » la lumière.

Lors de nos observations dans la galerie forestière, nous n'avons pu disposer d'un matériel adéquat. L'étude a donc été limitée aux grandes variations de lumière en terrain découvert ; nous avons placé un luxmètre au fond d'une caisse parallélépipédique dont le sommet est constitué d'un cube amovible qui permet à la lumière de toutes les directions de frapper les parois (fig. 15, B). L'inconvénient de notre montage est qu'il existe toujours une face plus illuminée que les autres, et, inconvénient majeur, cette face peut se trouver perpendiculaire ou parallèle à l'axe de la cellule photoélectrique. L'ensemble des grandes variations diurnes n'est cependant pas perturbé car l'appareil enregistre le maximum de lumière au moment où le soleil est au zénith. Cet appareil nous donne donc des valeurs relatives qui nous permettent non pas de déterminer des seuils réels mais de mettre en évidence le rôle du facteur lumière dans le déclenchement et le niveau d'activité.

4. — ECIDIOCLIMAT.

MACFADYEN (1957) et DOWDESWELL (1959) ont présenté les instruments de mesure des éléments de l'écidioclimat.

Les progrès de la technologie permettent maintenant de concevoir un appareillage bien adapté aux conditions d'expérimentation et d'observation sur le terrain. L'électronique est devenu un précieux auxiliaire de l'écologiste.

En écologie des insectes, l'écidioclimat est important pour les stades immobiles que sont les pupes, et pour les imago qui se reposent dans des lieux choisis selon les préférences spécifiques.

Nous avons étudié particulièrement l'écidioclimat de la pupa ; quelques mesures seulement ont été relevées dans des lieux de repos nocturne.

Température et humidité sont les deux éléments importants qui ont été mesurés.

1°) La température du sol est mesurée à l'aide d'une sonde à thermistance (ROUSSET, *in litt.*) dont la partie sensible a deux millimètres de diamètre. La lecture de la température est faite sur un microampèremètre avec une précision du $1/10^{\circ}$ de degré. La sonde est insérée successivement dans les trois orifices de 10 cm de longueur, ménagés dans des feuilles de polystyrène, de telle sorte que la partie sensible se trouve à 2, 4 et 8 cm de la surface du sol (fig. 15, C). Ce dispositif permet d'isoler les points de mesure et de modifier le moins possible l'écidioclimat.

A chaque mesure la sonde est maintenue en place pendant cinq minutes pour laisser à l'équilibre thermique le temps de s'établir.

2°) L'humidité relative : HENSHAW *et al.* (1962) ont décrit les différentes méthodes pour mesurer l'humidité relative dans les microhabitats.

Nous avons utilisé une méthode mise au point par SOLOMON (1957) : l'humidité est

estimée à l'aide de papiers imprégnés de thiocyanate de cobalt qui prend une teinte rose lorsque l'humidité est très élevée, et une teinte bleue lorsque le milieu est sec. La teinte que prend le papier dans les conditions de mesure est stabilisée en l'imprégnant d'huile de paraffine ; la bande de papier est montée entre lame d'opaline et lamelle de verre pour être comparée à l'aide du « comparateur » ; dans ce dernier dispositif défilent, sur un disque, des pastilles de verre teinté dont la couleur a été étalonnée, aux différentes humidités : de 0° à 50 % d'humidité relative, de 10 % en 10 % et ensuite, de 5 % en 5 %, jusqu'à 100 %. Les valeurs observées sont corrigées, à l'aide d'une table, en fonction de la température.

Les papiers de 1 cm de largeur et de 3 cm de longueur ont été d'abord placés dans des tubes de matière plastique de 1,5 cm de diamètre et de 10 cm de longueur, avec l'ouverture vers le bas et fermés par du tulle moustiquaire ; nous avons abandonné cette technique car la partie du tube qui sort de terre risque de recevoir les rayons du soleil et de se trouver dans des conditions d'observation par trop modifiées. Nous enroulons simplement les papiers sur eux-mêmes et les attachons au bout de fils assez longs pour qu'ils sortent de terre. Les papiers sont placés le matin à 2, 4 et 8 cm de profondeur et sont prélevés toutes les trois heures ; l'atmosphère interparticulaire du sol a ainsi le temps de retrouver son équilibre.

METHODES ET TECHNIQUES D'OBSERVATION DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE

L'état physiologique des insectes varie en fonction des facteurs propres à chaque individu (sexe, âge, comportement) et des facteurs de l'environnement (climat, végétation, parasites). Il est possible de reconnaître qualitativement ou quantitativement des « stades », des « périodes », des « tailles », des « poids » et des degrés divers. Chacun de ces éléments se présente dans une population avec une certaine fréquence qui peut varier dans le temps et dans l'espace.

Nous grouperons sous le terme d'état physiologique tout état de l'imago, de la larve ou de la pupa observable de l'extérieur ou par dissection.

I — Techniques appliquées à l'observation de l'imago

Les fonctions essentielles de nutrition et de reproduction, chez l'imago, sont caractérisées par des rythmes (rythme des repas de sang, rythme de larviposition) variables avec les conditions climatiques. Durant les étapes de la digestion et de la gravidité l'organisme subit des transformations périodiques (réplétion — déplétion, gravidité) que l'on peut localiser dans le temps grâce à l'observation d'indices anatomiques (reste des repas, dilatation du tube folliculaire des ovarioles après l'ovulation d'un œuf).

L'organisme de la glossine peut subir en outre des modifications morphologiques et anatomiques irréversibles :

— sous l'effet de la croissance des muscles thoraciques le tégument devient moins souple (BURSELL, 1961) ;

— le ptilinum, sac invaginé dans la tête et qui sort par la suture ptilinale située au-dessus des antennes, est utilisé lors de l'éclosion pour « ouvrir » le *puparium* ; à partir d'un certain âge il n'est plus aussi facilement dévaginable ou ne l'est plus du tout (BUXTON, 1955 p. 106) ;

— la couleur des ailes de *G. palpalis* change dans les jours qui suivent l'éclosion (SQUIRE, 1950) ;

— le bord postérieur des ailes s'éraïlle de plus en plus au cours de la vie (JACKSON, 1946) ;

— lors de l'accouplement les cerques du mâle s'impriment dans les « coussinets copulateurs » du 6^e sternite de la femelle (SQUIRE, 1951) ;

— les spermathèques ne se remplissent pas en une seule fois (CHALLIER, 1968) ;

— les chances d'infestation par les trypanosomes augmentent avec l'âge (HARLEY, 1966, 1967).

Pour mettre en évidence ces phénomènes ont été mises au point des techniques appropriées de dissection et d'observation.

1. — EXAMENS EXTERNES.

TÉGUMENT.

Tant qu'elle n'a pas pris son premier repas, la glossine est dite « ténérale ⁽¹⁸⁾ ». A l'œil nu, le tégument abdominal ventral de *G. palpalis gambiensis* est blanc ; le jabot est rempli d'une bulle d'air. Tenu entre le pouce et l'index, l'individu ténéral est très souple ; une aiguille montée, appliquée transversalement et à plat sur le thorax, permet de juger du degré de croissance des muscles thoraciques. Chez un spécimen récemment éclos, le tégument thoracique revient difficilement à sa position normale alors que chez les spécimens plus vieux il reprend immédiatement cette position.

PTILINUM.

Il suffit de pincer délicatement la tête entre le pouce et l'index pour voir saillir cet organe. L'opération peut se faire sans l'aide d'une loupe. L'inconvénient de cette méthode est de trop comprimer la tête et de coincer ainsi l'organe dans la capsule céphalique. Nous utilisons une aiguille montée ou une aiguille lancéolée que nous appliquons à plat sur la région clypéo-antennaire ; une faible pression contre l'un des yeux composés, à l'aide d'une autre aiguille, fait saillir le ptilinum sans le comprimer.

COULEUR DES AILES.

Les ailes brunissent chez les spécimens âgés alors qu'elles sont « enfumées » chez les jeunes.

DEGRÉ D'USURE DU BORD POSTÉRIEUR DES AILES.

Lorsqu'il a étudié le degré d'usure des ailes chez *G. morsitans*, JACKSON (1946) a monté les ailes sur lame et en a mesuré le contour du bord postérieur à l'aide d'un curvimètre, à la chambre claire. Ces études ont abouti à la reconnaissance de six catégories morphologiques correspondant à des groupes d'âge croissant (fig. 16, A) :

(18) Ténéral (du latin *tener* = tendre) : GLASGOW (1963, p. 34) rapporte que ce terme a été retenu en 1944, lors d'une conférence tenue à Shinyanga (Tanzanie). YVORÉ *et al.* (1962) l'ont francisé avec un suffixe masculin pluriel en « aux ».

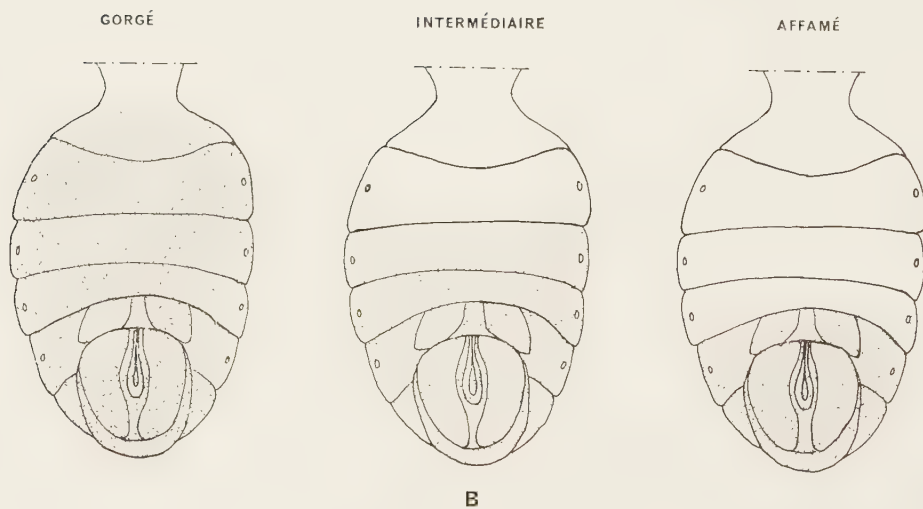
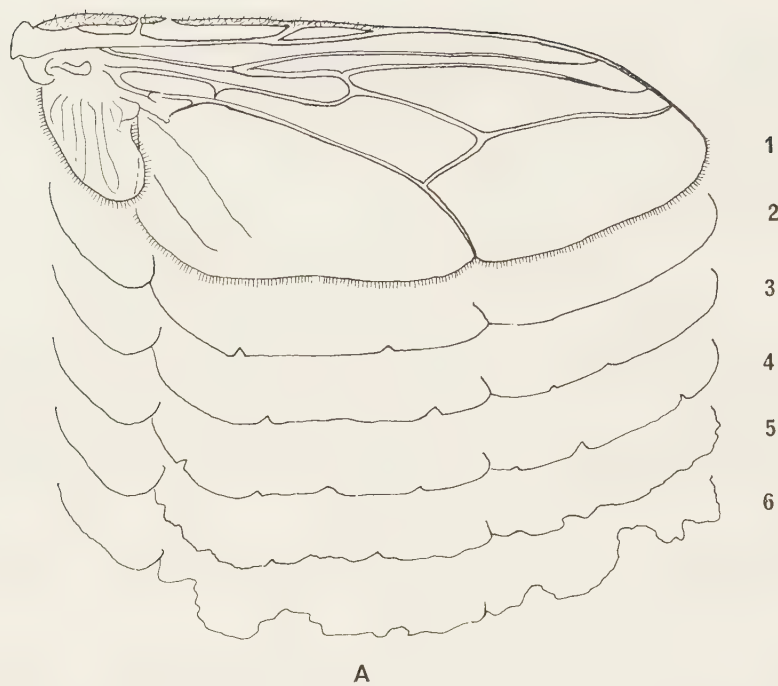


Fig. 16. — Diagnoses de l'état physiologique.

A : Estimation de l'âge par le degré d'usure du bord postérieur des ailes (1 à 6 : groupes d'âge).

B : Stades de réplétion des mâles, définis par l'extension de l'aire translucide de l'abdomen.

- Groupe 1 : le bord postérieur de l'aile est entier ;
 Groupe 2 : le bord comporte quelques rares éraillures le long de sa partie proximale (cette dernière est séparée par l'échancrure du milieu de l'aile, de la partie distale) ;
 Groupe 3 : l'éraillure est légère et limitée au bord proximal ;
 Groupe 4 : éraillure légère sur tout le bord, avec de longues sections indemnes.
 Groupe 5 : éraillure en dents de scie sur tout le bord ;
 Groupe 6 : éraillure sur tout le bord avec un contour arrondi ou avec des morceaux de membrane alaire arrachés.

Au cours de nos observations chez *G. palpalis gambiensis*, nous avons réservé le terme de groupe 2 aux groupes 2 et 3 de JACKSON et avons distingué un groupe 3 dans lequel se rangent les individus présentant de légères éraillures dispersées sur tout le bord postérieur. Le groupe 4 se distinguant du 3 par un degré d'usure plus élevé.

— Degré de réplétion des mâles.

Les femelles sont actives et viennent attaquer les captureurs lorsqu'elles sont affamées, tandis que les mâles se présentent à quelqu'un lorsqu'ils sont à divers stades de la digestion.

JACKSON (1933, 1937) distingue chez *G. morsitans* les stades suivants en excluant les « jeunes » qui sont ténéaux : I- « gorgé », II- « replet », III- « intermédiaire » et IV- « affamé ». Nous traduisons la diagnose de l'auteur : « Si on détermine correctement une mouche au stade I ou au stade II l'abdomen ne doit être ni ridé ni concave ventralement, ni il ne doit être jaune paille ; il doit être aux deux-tiers, ou plus, opaque quand on le tient à la lumière. Une mouche correctement déterminée comme étant au stade IV doit être nettement concave ou aplatie et jaune quand elle est maintenue à la lumière. Toute mouche qui ne correspond pas à l'une des descriptions ci-dessus est donc intermédiaire et considérée comme appartenant au stade III. Les mouches qui correspondent à la première description et qui laissent voir de l'extérieur du sang rouge ou bleu noir sont considérées comme au stade I ».

NASH (1937) a distingué des mouches gorgées, des intermédiaires et des à jeun ; ces dernières avaient l'abdomen translucide.

DAVIES (1962, p. 101-102), dans son petit ouvrage destiné aux équipes travaillant sur le terrain, distingue parmi les mâles :

- 1) des individus « gorgés » ; l'abdomen contient du sang rouge ou noir visible de l'extérieur et l'abdomen entier est opaque quand on le tient à la lumière.
- 2) des « non affamés » ; leur abdomen est gonflé mais le sang n'est pas visible de l'extérieur ; l'abdomen n'est pas ridé et est plutôt blanc que jaune ; plus de la moitié de l'abdomen est opaque quand on le tient à la lumière.
- 3) des « affamés » ; l'abdomen est creux et ridé et, quand on l'examine de profil, il est plat. La moitié ou moins de l'abdomen est opaque quand on le regarde à la lumière et il est plus jaune, à la lumière, qu'au stade 2.

Au cours de nos travaux nous avons appliqué cette dernière méthode (fig. 16, B).

La glossine est examinée devant le dispositif d'éclairage de la loupe. Il est alors facile de voir la limite nette de l'opacité de l'abdomen lorsque la glossine n'est pas affamée ni gorgée.

Pour désigner les stades de réplétion de *G. p. gambiensis* nous avons adopté les termes : I-Gorgé, II-Intermédiaire, III-Affamé.

JACKSON (*loc. cit.*) a défini en outre un « Mean Hunger Stage » (« M.H.S. ») qui est calculé en multipliant le nombre des glossines du stade II par 2, du stade III par 3 et du stade IV par 4 et en divisant la somme de ces trois produits par le nombre total des glossines appartenant à ces stades ; il ne tient pas compte des glossines du stade I. Le « M.H.S. » prend donc des valeurs comprises entre 2,00 et 4,00. Comme les mâles du groupe I sont rares chez *G. palpalis gambiensis*, il serait possible, dans le cas de la méthode que nous avons adoptée, de ne considérer que les groupes II et III. Il suffirait alors, pour comparer dans le temps ou dans l'espace l'état de deux populations, de considérer simplement le pourcentage d'affamés.

— Cicatrices copulatrices.

Lorsque le mâle saisit la femelle à l'aide de ses cerques, la pointe de ceux-ci s'imprime dans deux coussinets copulateurs (ou callosités copulatrices ; copulatory cushions) disposés de chaque côté de la ligne médiane sur le sternite du sixième segment abdominal. D'après SQUIRE (1951 *b*), la couche cireuse protectrice du tégument est enlevée et les polyphénols épidermiques s'oxydent ; ce phénomène avait été observé chez d'autres insectes par WIGGLESWORTH (1946). Les cicatrices copulatrices consistent en des plages de « petites granulations foncées saillantes du côté interne du tégument » (MACHADO, 1954). SQUIRE (*loc. cit.*) mentionne aussi que certaines femelles portent des cicatrices non encore noircies.

Il est possible que la densité des granulations soit proportionnelle au nombre d'accouplements. Pour étudier cette particularité nous avons observé trois états des coussinets copulateurs que nous avons observés en lumière réfléchie : à la loupe binoculaire, les coussinets sont à « cicatrices absentes », à « cicatrices peu nettes » (peu mélanisées), ou à « cicatrices nettes ».

2. — EXAMENS INTERNES.

Les techniques de dissections des glossines varient selon le but de l'observation.

Les spécimens sont tués à l'aide d'un petit flacon contenant au fond un tampon de coton hydrophile humecté de chloroforme et surmonté d'une bourre de coton cardé pour éviter le contact de la mouche avec le liquide. La durée du contact de la glossine avec les vapeurs mortelles doit être brève car le chloroforme dissout les graisses.

WILLETT (1955) a décrit une méthode qui permet d'ouvrir ventralement l'abdomen et le thorax pour en extraire délicatement les organes dont on veut observer, sans les endommager, les structures fines.

Les techniques que nous avons utilisées au cours des travaux de routine sont essentiellement rapides car elles doivent permettre chaque jour l'examen de grands échantillons.

— Dissections en vue de la recherche des trypanosomes.

La technique de la « goutte de salive » (LLOYD et JOHNSON, 1924) consiste à comprimer la glossine vivante, entre le pouce et l'index, de l'arrière vers l'avant puis à placer, contre l'avant de la tête, une aiguille ; la salive perle au bout du proboscis.

Une autre méthode (BURTT, 1946) consiste à faire jouer le réflexe de la salivation en présentant à la glossine un cobaye ; après stimulation une lame enduite d'albumine est présentée pour recevoir une goutte de salive, puis colorée. Diverses variantes des

techniques pour séparer les pièces buccales et extraire les glandes salivaires ont été décrites (LLOYD, 1912 ; LLOYD et JOHNSON, 1924 ; LESTER et LLOYD, 1928 ; CORSON, 1933 ; BURTT, 1936 ; SQUIRE, 1951 a).

Notre méthode a été la suivante :

Les glossines capturées dans la journée sont apportées au laboratoire central de Bobo-Dioulasso où elles sont maintenues au réfrigérateur jusqu'au lendemain matin. La tâche est répartie entre les trois membres de l'équipe de dissection. Un premier tue la glossine au chloroforme. Les ailes et les pattes coupées, la glossine est placée sur le dos dans une goutte d'eau physiologique. Le cervix (ou cou) est saisi à l'aide de pinces qui appuient sur la tête puis une traction lente et progressive est exercée pour extraire les glandes alors que le thorax est maintenu en place à l'aide d'une aiguille montée. Les glandes sont dilacérées et placées entre lame et lamelle dans une goutte d'eau physiologique à 7 pour mille.

Les intestins moyen et postérieur sont extraits de l'abdomen en saisissant les derniers segments de celui-ci à l'aide de pinces assez fortes ; par une traction lente et progressive la membrane intersegmentaire d'un des anneaux abdominaux cède ; l'intestin est ensuite déroulé et sectionné en trois points : au niveau du rectum, à l'insertion des tubes de Malpighi et le plus haut possible, dans la partie antérieure. L'intestin moyen et l'intestin postérieur, après dilacération rapide, sont montés séparément sur la même lame. Un mouvement tournant de la lamelle, comme pour un polissage, permet d'homogénéiser la préparation ; une autre variante de cette opération consiste à soulever la lamelle d'un côté comme la page d'un livre et à la laisser retomber ; la goutte d'eau physiologique contenant l'intestin subit alors un brassage assez violent qui homogénéise la préparation.

Le deuxième membre de l'équipe reçoit la tête et en dissèque les pièces buccales en s'inspirant de la technique de LLOYD et JOHNSON (*op. cit.*). Le proboscis est détaché de la tête sans les palpes maxillaires ; le labre est soulevé et l'hypopharynx dégagé de la gouttière labiale à l'aide de minuties montées sur porte-équarisseurs ; les deux pièces, après leur séparation du labium, sont placées sur une lame, en donnant à l'hypopharynx une position perpendiculaire au labre. L'examen commence à l'extrémité distale de l'une des pièces pour s'achever à celle de l'autre ; on évite ainsi une recherche laborieuse de la deuxième pièce.

Le troisième membre de l'équipe examine les préparations au microscope. Les lames positives sont mises de côté pour être colorées. Nous avons surtout utilisé la coloration au Giemsa ; quelques lames ont été colorées au May-Grünwald Giemsa.

— Dissection de l'appareil génital femelle.

Pour opérer rapidement il n'est pas nécessaire de couper les pattes et les ailes. La femelle est posée à plat ventre sur la lame ou sur le dos, son abdomen baignant dans une goutte d'eau physiologique. Une aiguille montée est posée en appui en travers de la partie antérieure de l'abdomen pour maintenir ce dernier immobile alors qu'à l'aide d'une autre aiguille montée ou d'une aiguille lancéolée on presse sur le dernier tergite en exerçant vers l'arrière une traction lente mais progressive pour le séparer du reste du corps au niveau de la membrane intersegmentaire. Les ovaires et l'intestin postérieur, qui sont insérés sur la partie postérieure détachée, sont alors extraits délicatement de la cavité abdominale. Lorsque l'orifice ainsi pratiqué est étroit il est possible, en tirant sur les organes, de séparer le corps adipeux qui reste à l'intérieur de

l'abdomen ; dans le cas où cette séparation n'a pas été possible, les chaînes de corps adipeux sont écartées à l'aide de « minuties » montées sur porte-équarisseur. L'intestin est coupé à son point d'insertion au niveau de l'ampoule rectale. L'appareil génital entier : ovaires, spermathèques, glandes utérines et utérus, ce dernier solidaire de l'armature génitale externe, est transféré dans une goutte d'eau physiologique propre à 7 pour mille.

Les spermathèques sont examinées le plus rapidement possible avant qu'elles ne commencent à se vider sous l'effet d'une excitation mécanique. Observées en lumière réfléchie ou en lumière transmise, il est possible d'observer leur degré de remplissage ou « degré d'insémination ». Les spermathèques décrites jadis par MINCHIN (1905), NEWSTEAD *et al.* (1924), « affectent la forme de deux petites sphères accolées et d'une couleur jaune d'or... » (ROUBAUD, 1909). MELLANBY (1937), en les examinant, distinguait les femelles fécondées des non fécondées. NASH (1955) a défini le degré d'insémination (« degrees of impregnation ») en affectant à chaque spermathèque un nombre représentant son degré de remplissage. Le même auteur a défini en outre, un « indice spermathécal » (spermathecal value) qui est la moyenne des degrés d'insémination pour une population ou un lot de glossines. SOUTHON et COCKINGS (1963) ont étudié, en élevage, le degré d'insémination chez *G. morsitans* en estimant la quantité de sperme par le degré d'opacité des organes (+, ++, +++, vides).

Nous avons adopté (CHALLIER, 1968) le principe de NASH qui consiste à désigner les degrés de remplissage par 0,00 si les spermathèques sont vides, 0,25, 0,50, 0,75 si elles sont respectivement pleines au quart, à la moitié, ou aux trois quarts. La somme des valeurs de chaque spermathèque peut donc varier de 0,00 à 2,00. Nous avons ajouté une nouvelle catégorie : 0,90 qui représente les spermathèques presque pleines dont la masse spermatique est séparée de leur paroi par un espace très étroit.

En lumière transmise, la masse spermatique est opaque et la paroi des spermathèques transparents apparaît alors en brun clair alors qu'en lumière réfléchie la masse spermatique est blanchâtre et la paroi brun sombre.

— Observation des ovaires.

Les ovaires sont placés sur une lame, dans la position qu'ils occupent dans l'organisme de la femelle. Il est indispensable de vérifier que tous les organes sont en position normale ; l'ovaire peut en effet pivoter sur lui-même et inverser les positions. On reconnaît que la position est normale lorsque les canaux des spermathèques et de la glande utérine sont en position dorsale. On repère ensuite la taille des oocytes selon la méthode que nous avons préconisée (CHALLIER, 1965) et que nous redécrivons brièvement dans le chapitre III.

— Mesure des oocytes.

La mesure de la longueur des oocytes n'offre aucune difficulté ; placés dans une goutte d'eau physiologique, ces derniers sont mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire à 100 divisions, monté sur un microscope binoculaire. Le contour des follicules est très net et la longueur peut être mesurée avec une erreur relative inférieure à 5 %.

— Extraction du tube digestif des mâles et étalement du sang résiduel.

Dans certains cas, l'abdomen des mâles observés à contre-jour ne présente pas de limite nette entre sa partie opaque et sa partie translucide ; alors nous avons

examiné l'intestin après son extraction rapide pratiquée de la façon suivante : le mâle est placé sur le dos, son abdomen baignant dans une goutte d'eau physiologique ; le corps tout entier est maintenu par une première pince, et l'hypopygium est tiré à l'aide d'une 2^e pince vers l'arrière, pour le détacher du reste du corps ; l'intestin, solidaire de ce dernier, est extrait. A la loupe on examine alors l'état de l'intestin moyen, en amont de l'abouchement des tubes de Malpighi. Les glossines considérées comme « intermédiaires » ont encore un peu de sang rouge, alors que les « affamées » n'ont que des traces brunes du dernier repas.

Les intestins de spécimens « gorgés » sont étalés sur des disques de papier filtre de 10 cm de diamètre afin d'être soumis ultérieurement au test des précipitines. Chaque intestin contenant assez de sang rouge est placé, à l'aide d'une pince, sur un des 16 secteurs numérotés du disque ; écrasé et étalé à l'aide d'une lame, il est affecté d'un numéro. Chaque disque porte, à l'intérieur d'un cercle central, les références pour son identification (lieu, date de capture, n° de la série) ; après avoir été entièrement utilisé, il est placé dans une boîte de Petri entre deux disques vierges qui le séparent des disques précédent et suivant. La boîte de Petri est maintenue en un lieu sec. Afin d'orienter les recherches, une liste de 5-6 espèces choisies parmi les hôtes potentiels présents dans le lieu de capture, est jointe à l'expédition postale des disques.

— Méthodes pour déterminer les hôtes d'une espèce de glossine.

Diverses méthodes ont été utilisées naguère pour identifier les hôtes de glossines. Nous les mentionnerons rapidement pour en rappeler les principes. Actuellement, l'analyse des repas de sang des insectes hématophages est confiée à des Instituts spécialisés (Lister Institute de Londres et Institut Pasteur de Dakar).

Détermination par la mesure du diamètre des hématies.

Les hématies des reptiles et des oiseaux sont nucléées mais il est possible de les ranger par ordre de taille croissante dans 11 groupes. LLOYD et JOHNSON (1924) ont donné un tableau du diamètre des hématies dans l'ordre de taille croissante :

- mammifères : du chien (3,0 μ) à l'éléphant (9,0 μ),
- oiseaux : du francolin (11,3 μ) au marabout (13,6 μ),
- reptiles et amphibiens : de la grenouille (14,1 μ) à la tortue (20,0 μ).

JACKSON et VANDERPLANK (1941) ont complété la liste des mammifères. La méthode demeure cependant imprécise pour déterminer les antilopes dont les hématies se rangent dans un groupe contenu entre des limites étroites. PRATES (1928) cependant a distingué quatre groupes de diamètres d'hématies afin d'effectuer un premier tri avant de mettre en route le test des précipitines.

Détermination par la présence de parasites caractéristiques de l'hôte.

Lorsque la glossine pique un hôte elle ingère en même temps les parasites présents dans le sang de celui-ci.

JACKSON (1945) a trouvé une hémogrégarine et d'autres micro-organismes de tortues d'eau chez une *G. f. fuscipes* (*G. palpalis* auct.). PRATES (1928) avait aussi rapporté la présence d'hémogrégarines du crocodile. La présence de *Trypanosoma grayi* Novy dans l'intestin indique que la glossine s'est nourrie sur les crocodiles ou le varan.

Détermination par la présence de cristaux verts de l'intestin.

L'intestin d'une *G. morsitans* qui s'est nourrie sur le babouin (*Papio sp.*) et les *G. palpalis* ou *G. fuscipes* qui se sont nourries sur le varan contiennent des cristaux verts (DUKE, 1935).

Détermination à l'aide des tests sérologiques.

Un bouillon de culture filtrée des mêmes bactéries que l'on a injectées à un animal, provoque chez celui-ci la précipitation du sérum. Le phénomène est général et s'applique à toutes les albumines. On a appliqué cette réaction à l'étude des relations de parenté entre les diverses espèces zoologiques (PRATES, 1928).

JOHNSON et RAWSON (1927) ont appliqué le test aux glossines (*G. morsitans* et *G. tachinoides*) en procédant à un premier tri par la mesure des hématies afin de limiter le nombre des antisérums à utiliser. Le sang résiduel des intestins était recueilli sur papier filtre.

PRATES (1928) utilise la technique avec *G. f. fuscipes* (*G. palpalis* auct.). Sur 2 150 glossines disséquées, 186 repas ont été analysés et 43 donnèrent un résultat positif. L'auteur conclut que la méthode est laborieuse et que la réaction de fixation du complément fournirait des résultats plus fructueux que la méthode décrite.

SYMES et McMAHON (1937) utilisent encore la technique avec *G. swynnertoni* et *G. f. fuscipes* (*G. palpalis* auct.) mais le rendement est encore bas ; sur 5 819 spécimens soumis au test, 368 ont donné un résultat positif.

WEITZ (1952) décrit la technique qu'il a automatisée pour la recherche systématique chez divers arthropodes vecteurs.

WEITZ et BUXTON (1953) trouvent que, chez les glossines d'élevage, de 90 à 100 % des repas sont positifs trois jours après leur ingestion alors que 28 % le sont chez des spécimens sauvages.

Le test des précipitines est une réaction de groupe et ne permet donc pas de séparer les espèces car il existe des réactions croisées. WEITZ ne retient pas la technique mise au point par GRJEBINE *et al.* (1954) pour rechercher l'origine des repas de sang des moustiques et qui consiste à utiliser la réaction d'agglutination ; cette réaction est fondée sur l'union de l'hémagglutinogène porté par les hématies et d'un anticorps agglutinant contenu dans un immunosérum. Il est difficile, en outre, de préparer des immunosérums vraiment spécifiques.

WEITZ et JACKSON (1955) complètent alors l'analyse en y incluant le « test d'inhibition de l'agglutination des hématies ». Les hématies d'un lapin normal sont tannées à l'acide tannique et enduites des protéines d'un sérum d'un animal donné ; elles sont agglutinables par l'antisérum préparé contre ces protéines. L'inhibition de la réaction par une solution d'une des protéines du sérum est spécifique. Ainsi lorsqu'un repas de sang X en solution saline avec une série d'antisérums agglutinants (A, B, C, D, par exemple) est mis en présence d'une série d'hématies tannées enduites des sérums (A, B, C, D) et qu'elle inhibe l'agglutination chez un des éléments (A, par exemple) X se trouve alors identifié à A.

Enfin, WEITZ (1956) décrit l'ensemble de sa technique de détermination de l'origine des repas, technique qui implique l'utilisation des deux tests décrits précédemment. L'extrait des repas est mis en présence respectivement des sérums anti-homme, anti-

porc et anti-bovidés pour la réaction des précipitines. Lorsque la réaction est positive à l'un des trois antisérums, on passe au test d'inhibition pour déterminer l'espèce. Dans le cas d'une réaction négative, on reprend la réaction des précipitines pour séparer mammifères, reptiles et oiseaux. L'auteur résume les opérations en un tableau dichotomique (*loc. cit.*, p. 487).

CUNNINGHAM *et al.* (1966, 1967) simplifient la technique des précipitines en utilisant des petits morceaux découpés dans un papier filtre qui supporte le sang résiduel ; des fragments aussi petits que 1 mm² donnent une réaction positive lorsqu'ils sont placés directement en contact de la surface des préparations d'antisérum/agar.

Détermination par la méthode électrophorétique.

Les possibilités d'emploi de cette méthode ont été éprouvées en vue d'une application aux glossines par LUCASSE (1961). Très utilisée en immunochimie, l'électrophorèse consiste à séparer les protéines spécifiques.

SOUTHON (1963) essaye de l'appliquer à la recherche de l'origine des repas chez plusieurs insectes et chez l'ornithodore. Cet auteur construit une clé de la mobilité relative des protéines mais estime qu'en pratique, celle-ci est difficile à utiliser en raison de la variation de caractères importants.

L'observation directe.

La méthode la plus simple pour connaître les hôtes d'une espèce de glossine est d'observer, dans la nature, les attaques des insectes. BUXTON (1955, p. 140-143) a passé en revue les cas d'observations directes.

A la jumelle, il est possible de voir les glossines sur la peau de l'hôte ; c'est ainsi que l'on a appris que *G. palpalis* se nourrit sur les crocodiles.

Une connaissance approfondie de la faune locale et de ses habitudes permet parfois de préjuger de l'importance d'un ou plusieurs hôtes potentiels.

II — Méthodes et techniques appliquées aux pupes

Les seules études faites sur les pupes ont trait à leur poids et à leur taille. Le premier élément a été mesuré au moyen d'une balance de précision (au 1/100^e de milligramme). La longueur et la largeur du puparium ont été mesurées à l'aide d'une chambre claire.

L'élevage des pupes sera traité dans la quatrième partie.

MÉTHODES ET TECHNIQUES D'ÉTUDE DES GLOSSINES DANS LEUR ENVIRONNEMENT

I — Échantillonnage des populations imaginale

1. — GÉNÉRALITÉS SUR LES MÉTHODES UTILISÉES EN ÉCOLOGIE ANIMALE.

Le but de l'échantillonnage est de mesurer les populations et de connaître leur composition (proportion des sexes, groupes d'âge, stades de réplétion, gravidité, fertilité, etc...).

SOUTHWOOD (1968, p. 2-4) distingue trois méthodes de mesure des populations animales :

1° — Les estimations absolues et les estimations par déduction (absolute and related estimates) ; elles consistent à dénombrer les animaux par unités d'échantillonnage, à « marquer-lâcher-recapturer », à échantillonner une fraction connue de l'habitat ou à prélever des échantillons et à observer les effets de leur retrait ou à échantillonner le long d'un itinéraire tracé au hasard (transects).

2° — Les estimations relatives (relative estimates) qui consistent à mesurer la population dans des unités inconnues ; elles permettent des comparaisons dans l'espace et dans le temps par des captures du type « par unité d'effort » ou par piégeage.

3° — Les indices de population (population indices) qui consistent à dénombrer les produits (exuvies, nids, etc...) ou les effets (dommages causés aux plantes) d'une population.

Les méthodes appliquées aux glossines relèvent de la catégorie des estimations relatives, mais des tentatives ont été faites pour appliquer les techniques de marquage-lâcher-recapture.

SOUTHWOOD (*op. cit.*, chap. 7) traite des estimations relatives non sans noter l'extrême difficulté d'interprétation des données car la taille de ces estimations est influencée par les facteurs suivants :

- (1) changements des nombres réels, changements de la population ;
- (2) changement du nombre des animaux dans une « phase » particulière (la « phase » désigne les différents âges ou les stades ; le comportement ou les réponses aux stimuli varient au cours de la vie d'un animal) ;
- (3) changement dans l'activité ;
- (4) changement dans l'efficacité des pièges ou les méthodes de recherche ;
- (5) la réactivité (responsiveness) des sexes et des espèces au stimulus du piège.

« ... ; ce qu'on estime réellement est la proportion de ceux des membres de la population qui sont dans la « phase » pour répondre au piège et qui le font dans les conditions climatiques dominantes et en fonction du niveau habituel de l'efficacité du piège » (*op. cit.*, p. 174). Le terme de piège est pris ici dans un sens général ; un captureur est considéré comme un appât et son filet comme un piège mobile.

La capture d'un hématophage est en réalité une mesure de la « disponibilité » (availability) : « La disponibilité de la population d'un animal est le résultat de la réponse aux stimuli, de l'activité et de l'abondance ; c'est le produit des facteurs (1), (3), (5) énumérés ci-dessus ; on peut la définir comme le rapport existant entre la capture totale et l'effort total » (*op. cit.*, p. 178).

Quand l'efficacité du piège et la réactivité de l'animal à ce dernier peuvent être considérées comme constantes et si les effets de l'activité peuvent être corrigés, la valeur résultante est un indice de l'importance numérique de la population dans cette phase particulière.

Les indices peuvent être utilisés à la place des estimations de la population absolue pour des buts de comparaisons « mais ils ne sont naturellement d'aucune valeur pour la construction de la table de survie » (*op. cit.*, p. 179). Les estimations de la population absolue peuvent être obtenues à partir des méthodes relatives mais en faisant subir aux résultats obtenus au moyen de ces dernières, diverses transformations :

— le calibrage (calibration) par comparaison avec des estimations absolues ; cette opération consiste, quand on a obtenu une série d'indices, à étudier la régression de l'indice de la population absolue par rapport à la population absolue ;

— la correction des données de la capture pour tenir compte des variations de l'efficacité du piège.

Les estimations de population sont faites au moyen des méthodes suivantes :

Les transects linéaires (line transects) le long desquels se déplace, à vitesse constante, l'observateur qui enregistre le nombre des animaux vus.

Le piégeage soustractif (removal trapping) ou la récolte soustractive (collecting) qui consiste à retirer de l'habitat un nombre connu d'animaux à chaque opération de piégeage ou de collecte ; les captures suivantes sont alors affectées.

La capture par unité d'effort (catch per unit effort) met en jeu un déplacement ou l'action de l'observateur ; elle comprend les techniques suivantes :

— l'observation visuelle (visual observation) qui consiste à compter tous les animaux en un temps donné, dans une aire donnée ;

— l'estimation de la population absolue à partir d'un transect ; fondé sur la théorie cinétique des gaz, le principe de la méthode consiste à relier la densité aux facteurs suivants : vitesse constante de l'observateur sur une ligne droite, vitesse moyenne des animaux, distance sur laquelle l'observateur peut reconnaître les animaux.

— la levée (flushing) : les animaux sont « levés » devant l'observateur en déplacement ; si la largeur de la bande de terrain ainsi troublée et le pourcentage d'animaux levés à l'intérieur de celle-ci sont connus, on obtient un indice de la population absolue. Si l'efficacité varie, on obtient seulement une mesure de la disponibilité.

— la récolte au filet ou par procédé similaire (collecting with a net or similar device) : il s'agit, dans ce cas, d'insectes capturés au hasard et qui ne sont pas soumis à l'influence d'un stimulus tel que l'hôte pour les hématophages (utilisation du « filet fauchoir »).

Le piégeage : alors que dans le cas des méthodes précédentes c'est le capteur ou l'observateur qui se déplace, dans celui du piégeage, c'est plutôt l'animal qui agit et se dénombre.

Les pièges sont fondamentalement de deux sortes :

— ceux qui capturent l'animal au hasard ;

— ceux qui provoquent la venue de l'animal par quelque moyen attractif.

(1) Les pièges d'interception arrêtent les animaux au hasard, dans l'eau, au sol, dans l'atmosphère ; comme il n'existe pas de variation due à l'attraction, on obtient facilement des indices de population absolue (piégeage au vol, pièges tournants, pièges de sortie, puits).

(2) Les pièges combinant l'interception et l'attraction (pièges gluants, plateaux remplis d'eau contenant un détergent).

(3) Les pièges lumineux ou à autre attraction visuelle.

(4) Les pièges qui attirent l'animal par quelque stimulus naturel ou un substitut. On peut distinguer des « abris artificiels », des plantes-hôtes pièges, des appâts vivants ou des substituts.

Dans le cas des appâts vivants on peut obtenir le taux de piqure et la « disponibilité » ; quand l'attractivité de l'appât est constante on obtient des indices de population absolue. Dans certaines circonstances ces méthodes pourraient être employées pour mesurer la densité de population absolue par la technique du piégeage soustractif. L'appât peut être mobile ou stationnaire ; ce peut être un animal ou le captureur lui-même.

(5) Les pièges utilisant un appât non vivant (gaz carbonique ou autres attractifs chimiques, bouses, détritux).

(6) Les pièges sonores.

Les méthodes utilisées pour l'étude des populations de glossines relèvent :

— du piégeage soustractif (GLASGOW, 1953) ;

— de la capture par unité d'effort (observation visuelle), dans le cas de la capture dans les lieux de repos (ISHERWOOD, 1957 ; GLASGOW et DUFFY, 1961) ;

— du piégeage.

La capture au filet est considérée comme un piégeage.

Il nous semble que les pièges immobiles sans appât, dont le principe d'attraction est essentiellement visuel, devraient être classés parmi les pièges lumineux ou à attraction visuelle. D'autre part, assimiler l'homme à un piège n'est pas réaliste car un homme est plus ou moins adroit et plus ou moins appliqué ; il a son « équation personnelle ». Le piège est un instrument moins sujet aux variations « personnelles ». Il semble préférable, au point de vue méthodologique, de placer la « capture à la main » d'un insecte hématophage dans la catégorie « capture par unité d'effort » (récolte au filet ou par procédé similaire). Cette catégorie serait alors subdivisée en deux types de capture :

— la « capture indifférente » ; le captureur est indifférent à l'insecte qui est pris au hasard des coups de filet ;

— la « capture attractive » ; le captureur sert d'appât et prend l'insecte qui vient pour le piquer.

2. — METHODES UTILISEES POUR ECHANTILLONNER LES POPULATIONS DE GLOSSINES.

— La capture au filet.

Les premiers enregistrements systématiques du nombre de glossines capturées remontent aux environs de 1909. SWYNNERTON (1936, p. 32-36) cite CARPENTER (1912, 1919) et FISKE (1920). Les effectifs capturés étaient alors exprimés en « F. B. H. » (Fly Boy Hour) c'est à dire le nombre de glossines par captureur et par heure.

Le même auteur (*loc. cit.*) cite encore POTTS, qui en 1927 a utilisé la méthode de la « fly-round » (ronde à glossines) ; cette méthode consiste à suivre un itinéraire qui traverse différents types de végétation et sur lequel sont choisis des postes de capture auxquels s'arrête l'équipe de deux ou trois captureurs.

JACKSON (1930) décrit un « transect » pour étudier *G. morsitans* au Tanganyika.

NASH (1930) fait arrêter les captureurs tous les 100 yards et exprime les résultats en « F. B. Y. » (Fly Boy per 100 yards). Il parle en termes de « A. D. » (apparent density)

qui a été par la suite retenue pour exprimer « le nombre de mâles non ténéaux capturés par 10 000 yards ».

POTTS (1930) découpe l'aire d'échantillonnage selon un modèle de grille (fly grid) dont chaque « barre » n'est parcourue par les captureurs qu'une seule fois, tous les six jours, afin de ne pas aplatir l'herbe. L'équipe approche le lieu de capture en marchant derrière un écran ; elle prend les mouches suiveuses qui sont relâchées après avoir prélevé les spécimens présents dans l'aire de capture.

HARRISON (1936) dans le « Block 9 de Shinyanga » a divisé le terrain en une grille rectangulaire de 2 000 yards de côté ; une ronde avait lieu le long de 120 sections de 100 yards.

JACKSON (1952) a ramené la longueur des sections de 100 à 50 et même 25 yards en remarquant que cette modification permet de capturer une plus forte proportion de femelles.

SWYNNERTON (1936, p. 34-35) signale que des appâts animaux ou des écrans portés par des hommes ont été employés pour augmenter les effectifs de capture dans le cas de certaines espèces (*G. pallidipes* et *G. brevipalpis*).

JACKSON (1946) a imaginé, pour ses expériences de lâcher-recapture, une « spirale rectangulaire » (« rectangular spiral ») ; l'itinéraire de la « ronde » suit des lignes droites dont chacune est perpendiculaire à la précédente et la dépasse de 300 yards ; cette dernière longueur est celle de la première section, à 150 yards de laquelle se trouve le point de lâcher ; ainsi, chaque côté de la spirale se trouve à une distance du point de lâcher égale à la moitié de sa longueur. Le long d'un tel itinéraire on peut échantillonner une aire constante.

FORD *et al.* (1959) ont présenté en détail le mode d'utilisation du transect linéaire, qui traverse en ligne droite tous les types de végétation d'une aire. Les captures sont normalisées et effectuées à des postes fixes délimitant des sections égales. La variante la plus simple est celle d'une ligne droite découpée en sections de 50 ou 100 yards. Les modèles les plus élaborés sont la spirale de JACKSON (1941) et la double spirale octogonale de GLASGOW (1961 *c*). FORD *et al.* (*loc. cit.*) mentionnent en outre que GLOVER, vers 1946, avait introduit l'emploi de la « belt transect » des botanistes TANSLEY et CHIPP (1926).

GLASGOW (*op. cit.*) a pu étudier, grâce à sa spirale octogonale, des concentrations de glossines sur une aire de 73 ha ; les spires successives étaient espacées de 137 m (68 m de la spirale voisine) ; chaque spirale comportait 175 sections sur une longueur de 10,5 km.

GLASGOW (1961 *c*) a pu montrer que le long des rondes ancien modèle et le long des transects, la disponibilité subit de grandes variations d'un jour à l'autre ; il faudrait une ronde longue de 15 km parcourue deux fois par semaine pour arriver à détecter des variations de la population dans la proportion du simple au double.

VAN DEN BERGHE et LAMBRECHT (1962) ont décrit « la récolte en carrés » ; elle consiste à capturer les glossines sur les quatre côtés et sur les deux diagonales d'un ensemble de carrés de 100 mètres de côté, dans un quadrilatère dont les dimensions dépendent de la variété et de la dispersion des habitats. Les captureurs parcourent les côtés dans les deux sens ; toutes les mouches sont marquées afin d'éliminer la possibilité de les compter plusieurs fois. En supposant qu'une équipe attire les glossines jusqu'à une profondeur de 10 mètres de part et d'autre du sentier, on peut estimer qu'avec cette méthode la presque totalité de l'aire délimitée par le carré est échantil-

lonnée. GLASGOW (1967) reproche à cette méthode d'être laborieuse et fait remarquer que sur les 10 000 m², 2 700 ne sont pas échantillonnés alors que 5 400 le sont une fois, et 1 900 deux fois ; de plus, l'aire extérieure au carré participe à l'échantillonnage pour 4 314 m².

La difficulté des méthodes impliquant la promenade le long d'un itinéraire réside en ce que la largeur de la bande de terrain échantillonnée est inconnue.

— Le piégeage des glossines.

Nous décrirons rapidement les techniques de piégeage des glossines car nous n'avons pu l'utiliser en raison du faible rendement du matériel expérimenté.

Depuis l'écran enduit de glu de MALDONADO (1910) jusqu'au piège de GOINY (1967), de nombreux modèles ont été conçus. Notre propos sera de mentionner ici les divers types mis au point et de discuter leur rendement.

Les pièges à glossines peuvent être classés en :

1° — Ecrans ; ce sont des panneaux recouverts de jute en général et munis de dispositifs plus ou moins ingénieux pour capturer les spécimens attirés. SWYNNERTON (1933, 1936, p. 246-259) en a présenté de nombreuses variantes.

2° — Pièges à appât ; ce sont des enceintes dans lesquelles sont placés des animaux vivants (SWYNNERTON, *loc. cit.*).

3° — Pièges à attraction visuelle ; le principe de ces pièges est l'attraction de l'insecte sous une cavité sombre ; la glossine, une fois engagée dans la cavité, est attirée par la lumière qui passe à travers une fente conduisant à une cage située en position supérieure ; sur ce principe ont été construits divers modèles : le piège de HARRIS (1930), la « crinoline » de CHORLEY (1933), le « mannequin » de LEWILLON (1945).

Les pièges actuellement utilisés sont ceux de MORRIS (MORRIS, 1960, 1961 a ; MORRIS et MORRIS, 1949) et de LANGRIDGE.

Le « piège Morris », au départ, cherchait à imiter une chèvre par sa forme et la peau qui le recouvrait. Les derniers essais avec ce modèle ont été réalisés par HARLEY (1967 b) qui l'a chauffé ; les résultats ont été négatifs.

PERSOONS (1966-1967) utilise le « piège de Langridge » dont il cherche à améliorer le rendement en y adjoignant des attractifs préparés à partir d'extraits de peau de porc. Les résultats sont améliorés de 2,39 fois dans le cas de *G. f. fuscipes* (*G. palpalis fuscipes* auct.) et de 2,7 fois dans celui de *G. pallidipes*. Mais l'effet résiduel des attractifs est un désavantage pour l'utilisation pratique.

RENNISON et ROBERTSON (1959) ont utilisé le gaz carbonique ; les résultats montrent que le rendement du piège peut être fortement amélioré mais que leur technique est par trop laborieuse ; les auteurs ont pensé simplifier la technique en utilisant d'autres gaz ou de la carboglace.

Récemment, au Nigeria, GOINY (1967) a fait l'essai d'un piège mobile actionné par l'homme (man-activated mobile trap) ; il consiste en un dispositif qui se rabat subitement tout autour de l'appât. Les glossines emprisonnées à l'obscurité montent dans une cage disposée au sommet. L'homme peut être lui-même l'appât.

Les glossines du groupe *palpalis* et *G. pallidipes* sont les espèces qui viennent le plus facilement aux pièges. GLASGOW et DUFFY (1961) ont utilisé le « piège Morris » pour

capturer *G. pallidipes* avec une forte proportion de femelles ; l'inconvénient des pièges est leur variabilité d'un jour à l'autre et d'un emplacement à l'autre.

RENNISON et SMITH (1961) ont étudié l'effet du rythme de prélèvement des glossines ; les pièges protégés des fourmis peuvent être vidés après plusieurs jours de capture. SMITH et RENNISON (1961 *a*, 1961 *b*, 1961 *c*) et RENNISON et SMITH (1961) ont comparé les résultats obtenus par un bœuf-appât, par les pièges Morris et le long d'une ronde. Les pièges et les rondes ne donnent pas des estimations satisfaisantes de la densité de population de *G. pallidipes*.

La capture des glossines est toujours le résultat d'une attraction par un appât vivant ou un objet visible. Jusqu'à maintenant seule la vue et l'odorat ont été mis à contribution. Depuis quelques années LANGRIDGE (1964) s'intéresse au principe d'un piège sonore qui utiliserait l'attraction des mâles par les sons émis des femelles ; des bandes sonores ont été enregistrées. VANDERPLANK (1948 *a*) a parlé de « notes d'accouplements » (« mating notes »). Le son peut en effet jouer un rôle très important dans le comportement des arthropodes (ALEXANDER, 1967). Si un piège mettant en œuvre l'émission de son s'avérait pratique, on pourrait peut-être résoudre le problème de l'estimation de la population dans une aire donnée grâce à la portée de l'appareil.

3. — METHODES ET TECHNIQUES DE CAPTURE APPLIQUEES A *G. PALPALIS* s. l.

NASH et PAGE (1953), au Nigeria du Nord, ont capturé *G. palpalis palpalis* (*G. palpalis* auct.) à l'intérieur de sections qui étaient visitées à la façon des « fly rounds ».

FOSTER en savane (1963 *c*) et en forêt (1964) du Liberia a utilisé, lui aussi, la méthode des « fly rounds », ainsi que ABEDI et MILLER (1964).

D'après BUXTON (1955, p. 719), les populations de *G. palpalis* ne peuvent pas toujours être échantillonnées comme les autres espèces qui occupent, en savane, un habitat étendu en surface ; les glossines ripicoles vivent et se déplacent dans des bandes de végétation étroites (galeries forestières). La méthode des « postes fixes » (pickets) est préférable. NASH (1930) opposait déjà la méthode des postes fixes appliquée à *G. fuscipes* (*G. palpalis* auct.) à celle des rondes appliquée à *G. morsitans*. Dans le nord du Ghana, MORRIS (1961 *b*) a étudié pendant cinq ans, sur la Volta, les résultats de différentes méthodes appliquées à *G. p. gambiensis* (*G. palpalis* auct.) et que l'on peut résumer ainsi :

1°) *G. p. gambiensis* est plus facilement attirée par un objet fixe que par un objet mobile ; les équipes de ronde, en période de faible densité, prennent seulement 1/5^e de ce que prennent les équipes fixes.

2°) Comme le rythme d'activité est variable d'un jour à l'autre, la méthode des rondes ne permet pas de capturer toujours dans les mêmes conditions ; une équipe risque de se trouver en un lieu moins fréquenté au moment de la pointe d'activité diurne. On ajoute donc un facteur de variabilité en combinant les horaires et les lieux de captures.

3°) Il est difficile de normaliser des rondes dans une galerie forestière, pour obtenir des captures comparables dans le temps et dans l'espace.

4°) L'unité de capture minimum serait la journée.

5°) La capture doit avoir lieu de telle sorte que presque toute la période d'activité soit échantillonnée.

6°) Pour atteindre un degré de confiance de 95 %, il faut capturer pendant au moins quatre jours d'affilée.

4. — METHODE UTILISEE AVEC *G. P. GAMBIENSIS* DANS LES TROIS GITES D'ETUDE DE LA REGION DE BOBO-DIOULASSO.

La méthode de routine que nous avons choisie depuis 1964 pour échantillonner les populations de la région de Bobo-Dioulasso, est inspirée de celle de MORRIS décrite plus haut.

L'objectif de notre travail est d'obtenir des données suffisantes, à un rythme régulier, pour analyser l'action des facteurs saisonniers sur les différents paramètres des populations (rapport des sexes ou sex-ratio, proportion des différents groupes d'âge, stades de réplétion, gravidité, etc...).

Afin de réduire les facteurs de variation propres aux captureurs (attractivité et adresse) le personnel, comprenant 8 captureurs, est réparti en quatre équipes de deux (équipes A, B, C, D) qui opèrent six heures par jour, durant quatre jours d'affilée, soit le matin soit l'après-midi, en deux points de capture ; la répartition de la tâche en carré latin, entre les quatre équipes, les huit demi-journées et les deux lieux de capture est telle que chaque équipe capture une fois le matin et une fois l'après-midi en chacun des postes.

Les équipes du matin travaillent de 6 heures à midi, relayées par les équipes de l'après-midi qui capturent jusqu'à 18 h et parfois jusqu'à 18 h 30 afin de vérifier l'arrêt de l'activité.

Dans chaque équipe, le chef demeure en un point fixe pour enregistrer les résultats et les données éoclimatiques alors que le second membre se déplace sur quelques dizaines de mètres en amont et en aval du premier.

Le filet de capture est composé d'une poche en tulle blanc de 30-35 cm de diamètre et d'environ 50 cm de longueur ; le manche est long de 20 cm. Le tulle noir a été essayé mais il est difficile d'y repérer les spécimens capturés.

Les glossines capturées sont placées vivantes, par cinq, dans des tubes à essai en pyrex, séparées les unes des autres par un tampon de coton cardé. Chaque tube porte un numéro d'ordre et une lettre correspondant à l'équipe. Le chef d'équipe enregistre sur une feuille l'heure de capture de chaque spécimen et son sexe ; la même feuille porte également des colonnes destinées à l'enregistrement des éléments climatologiques (voir la partie climatologique). L'heure est donnée chaque matin, par un réveil réglé avant le départ.

II — Echantillonnage des stades préimaginaux

Dans la nature, seule la pupa peut être recherchée car la larve de 3^e stade, déposée par la femelle, ne demeure que quelques minutes à la surface du sol pour s'y enfoncer ensuite et durcir son tégument en moins de deux heures.

L'échantillonnage des populations pupales est un problème qui n'a pas encore reçu de solution satisfaisante.

Les lieux de larviposition ne sont pas répartis au hasard. Lorsqu'elle va déposer sa larve, la femelle choisit un lieu convenable, guidée par les stimuli sensoriels : lumière, humidité, texture du sol (PARKER 1956 a, 1956 b).

En saison sèche, dans les lieux ombragés et humides, on observe une « concentra-

tion » des pupes tandis qu'en saison des pluies, les lieux de larviposition sont dispersés parce que l'atmosphère des gîtes est également humide et le couvert végétal uniformément dense. JACKSON (1937) a observé que le rendement des récolteurs de pupes est très variable.

Au Tanganyika, JEWELL (1958 *b*) a essayé de mettre en relation le nombre de pupes trouvées (*G. morsitans*) avec les estimations de la population imaginale déterminée par la méthode du marquage-lâcher-recapture ; il conclut que la méthode de recherche des pupes n'est pas adéquate.

ABEDI et MILLER (1963), au Liberia, utilisent, pour récolter les pupes de *G. palpalis*, une technique qui leur permet d'atteindre un bon rendement. Dans un baril d'une vingtaine de litres, rempli d'eau, est versée lentement une couche de quelques centimètres d'épaisseur prélevés du sol ; le contenu est remué afin que les pupes vivantes flottent à la surface ; ces dernières, retirées, sont séchées sur papier filtre. Leur taux d'éclosion est meilleur que celui des pupes récoltées à la main en fouillant le terrain. Pour séparer les pupes vivantes, les parasitées et les mortes, POTTS (1933) utilise de l'alcool méthylique de poids spécifique 0,82 ; les pupes vivantes coulent ; le lot demeuré en surface est transféré dans de l'essence minérale de poids spécifique 0,74 qui permet de séparer les pupes parasitées qui coulent, des mortes qui flottent.

Au cours de recherches limitées, nous avons récolté les pupes à la main, au hasard.

Il serait d'un grand intérêt qu'une méthode d'évaluation des populations pupales soit mise au point car, sans ces moyens, il est impossible, dans les études de la dynamique des populations, de connaître l'importance du paramètre « mortalité des pupes ». Sur le terrain, aucun essai de marquage de femelles gravides aux radioisotopes n'a été réalisé. Si cette technique s'avérait opérationnelle, nous pourrions alors faire de grands progrès en la matière.

Pour cela deux conditions sont exigées :

- 1°) trouver un radioisotope qui passe dans la glande utérine puis dans la larve ;
- 2°) la larve devrait supporter une dose détectable à travers 5 cm de sol.

III — Technique de marquage - lâcher - recapture

1. — LES TECHNIQUES DE MARQUAGE EN ECOLOGIE ANIMALE.

La technique du « marquage-lâcher-recapture », en entomologie, est intéressante à plus d'un titre ; elle permet d'estimer les populations réelles, d'étudier la dispersion, la portée de vol, les processus physiologiques, les lieux de repos, le rythme des repas, la relation entre âge physiologique et âge chronologique, etc... PETERSEN (1919) l'a utilisée pour estimer des populations de poissons et LINCOLN (1930) pour des canards.

SOUTHWOOD (1968, p. 75) appelle « Indice de Lincoln » (Lincoln index) le taux de recapture.

Ces techniques ont été appliquées pour la première fois aux glossines par JACKSON (1930).

Le marquage des insectes existe depuis longtemps puisque SWYNNERTON (1915) avait déjà marqué des lépidoptères avec de la peinture à l'huile.

SOUTHWOOD (*op. cit.*, p. 57-75) expose les différentes techniques actuellement disponibles et en discute la valeur.

Les produits de marquage ne doivent pas affecter la longévité ni le comportement de l'animal traité.

Les marques trop visibles risquent d'attirer les prédateurs et les récolteurs. Les spécimens jeunes peuvent être plus sensibles que les vieux (JACKSON, 1948 a). La durée du marquage est aussi un facteur important de la validité des résultats ; certaines peintures laquées s'écaillent ; les poudres et les peintures s'effacent ; les poudres fluorescentes et les produits radioactifs perdent leur propriété.

Il existe deux principes de marquage (SOUTHWOOD, *op. cit.*) :

- le marquage de groupe, lorsque tous les individus portent la même marque ;
- le marquage individuel qui permet de reconnaître un individu parmi toute la population.

La méthode de RICHARDS et WALOFF (1954) permet de marquer individuellement 10 000 insectes, tandis que celle de JACKSON (1953), décrite plus loin, permet de marquer environ 25 000 glossines de chaque sexe. Des taches colorées sont disposées en des points choisis, en général, sur le thorax ; cette partie du corps, en effet, risque moins les frottements que toute autre.

Pour mettre en œuvre ces méthodes il existe de nombreux produits : peintures à l'huile, laques, laques cellulositiques, émaux, pigments fluorescents, peintures réfléchissantes, colorants d'aniline dissous dans l'alcool, colorants divers (éosine, rouge Congo, orange G), colorants fluorescents (rhodamine B), phénolphthaléine dans l'acétate.

L'application de ces produits peut se faire à l'aide d'aiguilles, de bâtonnets, d'allumettes, d'herbe sèche, de pinceau et par pulvérisation.

— Les poudres colorées et les poudres fluorescentes s'appliquent sur les insectes velus en plaçant ces derniers dans un nuage de produit. Une variante intéressante de cette technique est l'« automarquage » des Calliphoridae (NORRIS, 1957). A l'éclosion, le ptilinum de l'insecte est dévaginé ; en traversant le sol contenant des poussières fluorescentes cet organe se charge de colorant.

— L'étiquetage par bandes ou anneaux est employé pour marquer les oiseaux et les mammifères.

— La mutilation des vertébrés et des insectes est un procédé ancien.

— Le marquage par injection est réservé aux arthropodes qui muent.

— L'utilisation des gènes normaux et mutants ainsi que celle des isotopes radioactifs est récente (cf. mise au point de ROULE, 1963).

2. — LE MARQUAGE DES GLOSSINES.

a) Mutilation.

LAMBORN (1915) et CARPENTER ont marqué les tsétsés en leur ôtant une partie d'un tarse.

b) Méthodes anciennes de marquage à la peinture.

SCOTT (1929) a utilisé un système qui permet de reconnaître l'heure de marquage.

JACKSON (1930, 1933 c) a utilisé un système analogue qui ne permet pas de reconnaître l'heure mais présente l'avantage de pouvoir enregistrer la recapture.

c) *Méthode « des 25 000 marques de JACKSON » pour le marquage individuel.*

JACKSON (1953) tire partie de la morphologie du thorax des glossines pour définir 14 positions exprimant chacune un chiffre (fig. 17, A). Les sclérites thoraciques dorsaux sont, d'avant en arrière : le préscutum et le scutum séparés par la suture transverse et un scutellum postérieur. Le système de codage de JACKSON implique l'emploi de 9 couleurs combinées deux à deux (72 combinaisons) pour exprimer un numéro. Une première couleur est utilisée pour les centaines et les dizaines et une seconde pour les unités. La tache des centaines est placée aux positions 0, 1, 2, 3 (fig. 17, A), en avant et en arrière de la suture transverse. La tache des dizaines et celle des unités sont placées dans l'une des dix positions externes (0 à 9, voir figure). Les nombres se terminant par un doublé (00, 11, etc...) sont supprimés en raison de la superposition de deux taches au même endroit. Le premier nombre codé est 001, le dernier 398. Pour chaque combinaison de deux couleurs, 360 nombres sont disponibles. Au total, 25 920 (360×72) glossines de chaque sexe peuvent recevoir un matricule. Les couleurs employées par JACKSON sont le bleu foncé, le bleu clair, le vert foncé, le vert clair, le rouge, l'orange, le rose, le jaune et le blanc.

d) *Technique de marquage pour le repérage nocturne.*

ZUKEL (1945) a marqué des anophèles avec des produits fluorescents. Depuis une dizaine d'années les auteurs travaillant sur les glossines ont rapidement amélioré ces techniques. JEWELL (1956, 1958 a) utilise un colorant organique (BTH Dayglo) mélangé à un liant et à un solvant et appliqué au centre du thorax à l'aide d'une allumette. Les glossines sont visibles à 6 mètres la nuit et à 2,5 mètres le jour. La détection se fait au moyen d'une lampe UV de 230 volts mais qui peut fonctionner sur une batterie de 6 volts.

MACDONALD (1960), travaillant dans le nord du Nigeria, utilise une lampe à UV de 80 watts branchée sur une batterie de 12 volts et munie d'un réflecteur parabolique. La poudre colorée, blanche, orange, bleue ou jaune, est mélangée à de la gomme arabique et à une trace de détergent. La détection est possible à 8-9 mètres.

RENNISON *et al.* (1958), en Ouganda, n'utilisent plus les peintures fluorescentes qui nécessitent le transport d'un matériel encombrant mais des « peintures réfléchissantes » ⁽¹⁹⁾ utilisées en signalisation routière. Une touche de peinture de 1 mm de diamètre est visible à 10 mètres, à l'aide d'une lampe torche à pile de 12 volts, maintenue au niveau des yeux. Comme le produit était acheté sous forme d'aérosol toxique, les auteurs récupéraient les billes microscopiques qu'ils mélangeaient à de l'huile siccative de peintre ; l'éclat perdu après cette opération était recouvert avec un mélange de vernis de gomme laque dans l'alcool et d'une solution de gomme d'acacia contenant une trace de détergent. Depuis cet essai, la poudre réfléchissante peut être obtenue dans le commerce (SOUTHON, 1958 a).

L'inconvénient des poudres réside dans la difficulté d'étaler une mince couche sur le thorax. Une technique beaucoup plus simple a été mise au point par ROBINSON (1965) en Zambie. Cet auteur utilise de petits carrés de 2 mm² découpés dans des bandes de papiers réfléchissants adhésifs, de couleur blanche, vendues dans le commerce pour les panneaux publicitaires ou la signalisation nocturne.

(19) Dans le langage commercial on emploie aussi le terme de « réflectorisantes ».

e) *Marquage des repas de sang.*

CUNNINGHAM *et al.* (1963) ont étudié la possibilité de reconnaître l'origine des repas par la technique des agglutinines spécifiques détectées dans les repas des glossines. Cinq glossines nourries chacune sur cinq rats ont été reconnues au milieu d'un lot de mouches non marquées.

KNIGHT et SOUTHON (1963) ont marqué des *G. morsitans* et des *Aedes aegypti* qui s'étaient nourris sur des bœufs auxquels avait été injectée, par voie intraveineuse, une solution aqueuse de 4 g de trypan bleu. La matière colorante est détectée par la méthode chromatographique.

3. — TECHNIQUES UTILISEES POUR *G. P. GAMBIENSIS*.

— Marquage individuel.

Nous avons adopté la « méthode des 25 000 marques de Jackson ». Divers produits ont été utilisés :

— la peinture à l'huile ; elle présente l'inconvénient d'être lente à sécher et de former une croûte qui s'écaille avec le temps ;

— l'émail à froid ; les taches forment une petite pastille à contour très net mais, à la recapture, une pression trop forte peut les ôter ;

— la gouache diluée dans de la gomme arabique serait la méthode la plus recommandable.

Il semble que ces produits pourraient être plus adhésifs en les mélangeant à un solvant non toxique ou à un produit qui permette une meilleure adhésivité au tégument.

Les glossines destinées au marquage sont placées, à leur capture, dans des tubes de 4 cm de longueur et de 5 mm de diamètre, coupés dans des « tubes à pipettes ». Le capteur dispose de tubes bouchés à une extrémité par une bourre de coton. La glossine, introduite par l'autre extrémité est emprisonnée et extraite, au moment du marquage, en retirant le coton du côté de la tête, alors que celui de l'extrémité postérieure est poussé à la manière d'un piston à l'aide d'une tige de fer. Le spécimen est ensuite saisi délicatement de la main droite, puis transféré dans la main gauche de façon à pincer les ailes et l'abdomen entre le pouce et l'index ; la glossine ne peut alors remuer les ailes et le thorax demeure libre pour recevoir les marques. Ces dernières, sous la loupe binoculaire, sont appliquées à l'aide d'une minutie montée sur un porte-équarisseur, l'extrémité effilée dans les mors ; l'extrémité la plus large permet en effet de déposer une minuscule goutte de peinture qui se forme et s'isole sous l'effet de la tension superficielle et de la pesanteur. Une touche légère au point désigné par le codage permet de déposer une tache nette.

Les couleurs utilisées sont variées : bleus, violet, verts, jaune, orange, rose, rouge et blanc.

Les opérations de marquage sont de véritables immatriculations puisque chaque glossine marquée est enregistrée dans des dossiers composés de feuilles portant 30 matricules exprimés par trois lettres et trois chiffres. JJV 326, par exemple, signifie que le chiffre exprimant les unités du 3^e et du 2^e ordre est symbolisé par une tache jaune et l'unité de 1^{er} ordre par une tache verte.

Mâles et femelles sont enregistrés séparément et marqués dans des systèmes différents. Chaque numéro des registres dispose de toute une ligne pour consigner les diverses observations : dates de recapture, stade de réplétion, état ténéral, degré d'usure au bord postérieur des ailes.

Les opérations se déroulent sur le terrain ; dans certaines expériences, les glossines marquées sont relâchées peu de temps après leur capture, dans d'autres, elles sont mises en cage pour être relâchées en fin de journée, au point de leur capture.

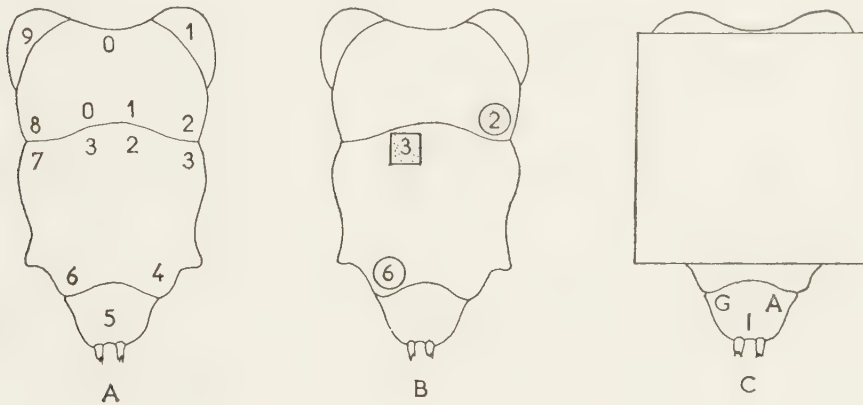


Fig. 17. — Techniques de marquage individuel.

A : Emplacements des taches colorées pour exprimer les centaines, les dizaines et les unités.

B : Exemple de codage : JJV 326 (Jaune, Jaune, Vert).

C : Marquage, pour le repérage nocturne, à l'aide de papier réfléchissant et « double marquage » pour étudier le cycle alimentaire (G = gorgé ; I = intermédiaire ; A = Affamé).

— Marquage pour détection nocturne.

Les bandes de papiers réfléchissants utilisées sont larges de 25 mm pour le rouge et 19 mm pour le blanc. Le côté adhésif est protégé par un papier fort ; enlevé de ce support, un fragment de quelques centimètres est collé sur une lame de verre puis découpé à l'aide d'une lame de rasoir selon un quadrillage à mailles de 1,5 à 2 mm de côté ; chaque petite pastille est ensuite placée de façon à pouvoir être, par la suite, saisie au bout d'une aiguille montée ou d'une pince à mors fins ; à cet effet les pastilles sont, soit retournées la face adhésive vers le haut, soit en position inverse avec un angle relevé en « corne ». Il est facile ensuite de détacher la pastille en la faisant adhérer à l'aiguille ou à la pince, pour la transférer sur le thorax au milieu duquel on a préalablement déposé une goutte de colle synthétique de bureau.

— Technique du double marquage.

Elle nous permet de repérer, la nuit, des spécimens dans un état de réplétion défini. La couleur du papier réfléchissant et sa forme en carré ou en triangle désignent la semaine du lâcher. Le scutellum, étant libre, peut porter, en trois positions, une tache (fig. 17, C) donnant les informations suivantes : « gorgé » à gauche, « intermédiaire » à l'extrémité postérieure et « affamé » à droite. La couleur de la tache désigne le jour de lâcher : lundi (vert), mardi (blanc), mercredi (rouge), jeudi (jaune) et vendredi

(bleu). A la recapture, le vendredi, il est alors possible de trouver des glossines dans des états de réplétion divers ; le marquage permet alors d'estimer le temps mis par le spécimen pour passer d'un état de réplétion au suivant.

IV — Méthodes et techniques d'étude des lieux de repos

1. — UTILISEES POUR LES GLOSSINES.

D'après BUXTON (1955, p.211) le repos est une phase importante de la vie des glossines : « it is not merely a cessation of activity, but rather something with a positive meaning ».

A l'aide de la mesure des réserves de graisse et d'eau de spécimens capturés dans la nature, BURSELL (1959 *b*) a montré qu'une glossine peut être active pendant 35 minutes par jour ; ce qui lui permettrait de réaliser un vol d'une portée de près de 13 kilomètres.

Pendant le reste de la journée, les glossines restent donc au repos. Il découle de ce comportement que la plus grande partie des populations demeure inactive et que les échantillons ne représentent qu'une petite fraction de l'ensemble ; cette dernière, en outre, présente une composition différente de celle de la population entière. Les échantillons de glossines actives comprennent des catégories mal représentées ; les non ténérables par rapport aux ténérables, les femelles par rapport aux mâles ; certains groupes d'âge sont déficitaires ; les spécimens gorgés sont rarement pris. L'échantillonnage de la population au repos apporte donc des informations complémentaires.

LAMBORN (1916) avait déjà essayé d'éliminer des lots capturés au repos, celles des glossines qui étaient troublées par les captureurs et qui viennent se poser alentour. Pour cela, il opérait au moment où l'espèce impliquée était le moins active. NASH (1952) a fait passer du bétail devant les captureurs pour éliminer la fraction active.

CHADWICK (1964) estime à 16 % la proportion de *G. swynnertoni* qu'il a pu observer dans une aire dont il a déterminé la densité réelle.

2. — METHODE UTILISEE POUR *G. P. GAMBIENSIS*.

Les glossines sont capturées et marquées dans la forêt classée du Kou en raison des effectifs importants que l'on peut obtenir chaque jour. En attendant leur transport dans la galerie forestière de Poa, elles sont nourries sur chèvres dans des cages cylindriques ou des cages Roubaud d'une contenance de 15 spécimens. Transportées en début d'après-midi au lieu de lâcher, les cages sont ouvertes au sol, maintenues verticales avec l'ouverture vers le haut pour que les spécimens affaiblis ne rampent pas vers l'extérieur mais demeurent dans les cages pour être sacrifiés. Ces lâchers ont eu lieu deux ou trois fois par semaine ; le vendredi, à partir de 18 h 30 et jusque vers 21 h, avait lieu l'observation des glossines au repos en opérant de la façon suivante :

Sur chaque rive du ruisseau se dispose une équipe de 4 à 6 observateurs qui opèrent d'aval en amont sur une longueur de 700 mètres, découpée en 14 secteurs de 50 mètres. Chaque équipe comprend : un chef d'équipe qui enregistre les données, un mètreur et 3 ou 4 observateurs ; les deux premiers observent aussi lorsqu'ils ont achevé leur tâche d'enregistrement et de mesure. Chaque observateur se déplace en tenant sa lampe à

pile de 6 volts au front ; cela permet aux rayons réfléchis par les papiers collés sur le thorax de frapper les yeux et d'augmenter ainsi les chances de détection. A chaque arrêt, l'observateur balaye dans un mouvement circulaire et dans tous les azimuts, la végétation y compris celle de la rive opposée. Avec de l'entraînement, il est facile de discerner les glossines marquées des yeux rouges des gros coléoptères et des lépidoptères et des yeux blancs des araignées. Les spécimens marqués peuvent être repérés jusqu'à 20 mètres.

Pour chaque glossine détectée sont relevés :

- les coordonnées ayant pour références : en hauteur, le sol et latéralement, le bord du lit du ruisseau,
- la position du spécimen au repos (vertical, horizontal, oblique),
- l'organe de la plante choisi comme substrat,
- la position sur cet organe (en bout de feuille par exemple),
- le type de plante fréquenté,
- le numéro de la section du ruisseau.

Dans les expériences où la glossine est recapturée, nous utilisons pour ce faire un tube de 3 cm de diamètre et de 6 cm de longueur au fond duquel est disposé un tampon de coton hydrophile imbibé d'acétate d'éthyle. Le tube est appliqué rapidement contre le substrat et obturé, d'abord à la main, puis avec un bouchon. Le spécimen capturé est immédiatement transféré dans un tube à hémolyse portant sur son bouchon un numéro de référence.

V — Méthodes et techniques d'étude des pupes dans leur environnement

Les études relatives à l'écologie des pupes sont assez peu nombreuses et difficiles en raison de la dispersion des lieux de larviposition.

Au Nigeria du nord, NASH (1939) utilise, pour observer certains phénomènes, des boîtes peu profondes dont le sommet et le fond sont tendus d'un treillage fin ; enfouis à 4 cm de profondeur, ces microgîtes présentent des conditions climatiques très proches de celles de l'environnement naturel. Dans un coin de la boîte est adapté un tube de verre qui émerge du sol. Les glossines qui éclosent sont attirées par la lumière et montent dans la partie aérienne du tube.

Dans le même pays, MAHOOD (1962) utilise des boîtes en verre fermées à l'aide de gaze plastique et qui sont enterrées à 2-3 cm dans des lieux typiques.

Au cours de nos études nous avons expérimenté dans les conditions suivantes.

Chaque jour, les pupes obtenues de l'élevage de la station du Kou sont réparties en lots qui sont placés soit dans le sable d'un banc situé près de la rivière, soit dans de la terre riche en humus, sous des buissons ou au pied des arbres. Chaque lot est déposé sur un petit plateau qui, à l'origine, était en bois mais a dû être construit tout en métal en raison des déprédations d'un animal que l'on soupçonne être le grillon ; ce dernier pullule, en effet, en saison des pluies. Le plateau, d'un diamètre de 4 cm, est muni d'une tige recourbée de 10 cm et dont la partie supérieure émerge du sol pour être facilement repérée (fig. 18) ; il est placé à 2, 4 ou 8 cm de profondeur et est enfermé dans une cage d'éclosion. Cette dernière (fig. 15), en forme de cube de 30 cm d'arête, était à

l'origine en bois mais pour les mêmes raisons que pour les petits plateaux nous avons dû abandonner le bois comme matériau de construction ; le fond, qui repose sur le sol, est ouvert, alors que le sommet et trois faces latérales sont tendues d'un fin treillage métallique ; la quatrième face latérale comporte une ouverture circulaire de 10 cm de diamètre sur laquelle est monté un manchon. Les glossines écloses sont capturées au tube. Plusieurs rondes sont effectuées dans la journée pour observer les heures d'éclosion.

Le dispositif destiné à la mesure des éléments climatiques a été décrit dans le paragraphe relatif à la climatologie.

Lorsque toutes les pupes ont éclos ou que le délai normal d'éclosion est jugé avoir été dépassé, les petits plateaux sont retirés du sol et le décompte des pupes perdues, vides, parasitées ou écloses, est fait.

TECHNIQUES DIVERSES.

I — Technique d'élevage

TECHNIQUE UTILISEE POUR LES GLOSSINES.

Le maintien d'un élevage de glossines peut avoir des buts divers : expériences de physiologie, transmission des trypanosomes, tests insecticides, etc... Mais depuis quelques années, des auteurs cherchent à obtenir des élevages en masse pour stériliser des mâles avant de les lâcher dans la nature (DAME *et al.*, 1965 ; DAME et FORD, 1966 ; ITARD, 1968).

Nous ne reprendrons pas la description des méthodes utilisées par les auteurs ; NASH (1963, 1966), EVENS (1964) et, récemment, LUMSDEN et SAUNDERS (1966) ont passé en revue les résultats obtenus et les principaux problèmes (19^{bis}).

Diverses espèces sont maintenant élevées soit en Afrique, soit en Europe. Dans cette dernière partie du monde, des colonies autoentretenues permettent de réaliser des expériences d'irradiation et de transmission. A Bristol est élevée *G. austeni* (NASH et KERNAGHAN, 1965 *a, b, c* ; NASH *et al.*, 1966 *a, b, c, d* ; 1967 *a, b, c*) ; à Paris, *G. morsitans* et *G. tachinoides* (ITARD et MAILLOT, 1965, 1966 ; ITARD *et al.*, 1968), ainsi que *G. fusca congolensis* et *G. fuscipes fuscipes* (ITARD, *com. pers.*) ; à Lisbonne, *G. morsitans* (AZEVEDO et PINHAO, 1964 *a, b*, 1966 ; AZEVEDO *et al.*, 1968 *a, b*).

En Afrique occidentale, il existe un élevage au Nigerian Institute for Trypanosomiasis Research (N. I. T. R.) alors qu'HARLEY (1965) a essayé d'élever dans la nature, dans une grande cage, *G. pallidipes*, *G. fuscipes fuscipes* et *G. brevipalpis*.

TECHNIQUE UTILISEE POUR *G. P. GAMBIENSIS*.

L'élevage que nous avons entretenu à Bobo-Dioulasso avait pour but la production de pupes utilisées dans nos expériences d'écologie.

(19^{bis}) Durant la rédaction du présent mémoire le « Premier Symposium sur l'élevage des glossines » a eu lieu à Lisbonne (avril 1969).

Un insectarium a été construit dans la forêt classée du Kou. Il consiste en une salle de 15 mètres carrés environ. L'humidification de l'atmosphère est assurée par une couche de sable humide occupant la moitié de la surface du sol. Un humidifieur électrique, qui n'a fonctionné que durant une partie de nos travaux, nous a permis, en saison sèche, d'obtenir une humidité relative de 80 %. La température est maintenue entre 24 et 26° C au moyen d'un climatiseur branché sur un thermostat à fourchette réglable. L'écoclimat de la forêt nous a, par ailleurs, dispensé de climatiser pendant une bonne partie de l'année.

Les cages d'élevage sont de plusieurs types. Les cages Roubaud (5 cm $\times$ 8 cm $\times$ 15 cm) ont été modifiées (fig. 19) ; la face opposée au manchon est constituée par un grillage fin dont les mailles sont de dimensions telles que les larves peuvent les traverser et non les imagos. Ces cages sont placées debout, le grillage reposant sur des plateaux en bois contenant une couche de 3-4 cm de sable sec retenu par un fond en soie à blutter. Ce dispositif coiffe un plateau émaillé (17,5 cm $\times$ 24 cm $\times$ 3 cm) rempli de sable humide. Les pupes prennent leur position et demeurent dans le sable sans aucune manipulation ; l'atmosphère du sable sec présente une humidité convenable et les pupes sont à l'abri des moisissures. Quand le plateau est demeuré une vingtaine de jours sous les cages, il est retiré et placé dans une cage d'éclosion. Le rendement de cette méthode est excellent puisque nous avons observé l'éclosion de 96 pupes sur 98 lors de nos essais ; le destin des deux dernières pupes n'a pu être connu en raison d'un départ en mission.

Des essais nous ont révélé que l'effectif idoine pour une survie et un taux de reproduction convenable est de 5 femelles par cage Roubaud ; un modèle de cage plus grand (30 cm $\times$ 15 cm $\times$ 8 cm) nous a donné les mêmes résultats pour un effectif de 50 femelles.

Les glossines sont nourries tous les jours sur les flancs et le ventre de deux chèvres maintenues dans l'appareil de contention décrit par NASH et KERNAGHAN (1964 *a*). Afin d'éviter la réaction de la peau qui devient sèche, écailleuse et oedémateuse (NASH *et al.*, 1965), six chèvres sont utilisées par groupes de deux, tous les trois jours. Une expérience nous a montré que sur 18 glossines ténérales placées sur un flanc rasé, 4 seulement se sont nourries ; alors que sous le ventre, 19 sur 21 se sont gorgées. Il n'est pas nécessaire de raser les flancs et le ventre de l'animal.

Malgré les conditions excellentes d'élevage des pupes, le rendement de l'élevage, considéré dans son ensemble, n'a pas été satisfaisant ; maintenu aux environs de 300, l'effectif n'a jamais pu croître par autoentretien. Il nous a fallu « réinjecter » de temps en temps des femelles sauvages pour compenser la mortalité des ténérales.

La cause du bas rendement pourrait être la qualité du sang ; la chèvre ne conviendrait pas comme hôte. Mais il nous paraît mieux fondé de chercher une cause plus profonde. Les ténérales, durant les jours qui suivent leur éclosion, meurent sans prendre de repas. Ce sont généralement des spécimens de petite taille qui meurent, sans doute parce que les réserves de graisse sont épuisées à l'éclosion. Dans la nature, il existerait une sélection par la taille (GLASGOW, 1961 *a*). On peut alors avancer l'hypothèse suivante.

Dans un élevage où les pupes sont maintenues dans un environnement favorable, la majorité des individus éclosent ; un certain nombre d'imagos meurt peu après l'éclosion ; parmi les survivantes, les moins robustes seraient mortes si elles avaient vécu dans la nature. Le stratagème de l'élevage favorise la permanence d'une fraction débile de la population qui, à chaque génération, participe au maintien d'un potentiel génique

de mauvaise qualité. Cette hypothèse expliquerait la raison pour laquelle, vers la 4^e génération, il faille réinjecter des femelles sauvages ; mais comme toute la progéniture, à chaque éclosion, est mélangée, le rendement demeure éternellement bas. Les élevages d'Europe peuvent avoir réussi grâce à la sélection. Après un voyage par voie aérienne, à l'arrivée, les spécimens les plus robustes survivent alors que les autres meurent sous l'effet du « stress » provoqué par le transport.

Il serait donc intéressant d'essayer, en Afrique, de sélectionner, par la taille, quelques femelles sauvages et d'effectuer des accouplements entre partenaires robustes. Une expérience est suggérée, qui impliquerait la mise en élevage de lots distincts par la taille (de mâles et de femelles sauvages) entre lesquels serait interdit tout croisement. Les générations filles de ces lots seraient alors étudiées pour observer les effets de la sélection.

Les élevages importants requièrent un grand nombre d'hôtes. Depuis longtemps, des auteurs ont essayé de se passer de mammifères, en nourrissant les glossines à travers des membranes. RODHAIN *et al.* (1912) ont utilisé la peau de cobaye ou de souris. YORKE et BLACKLOCK (1915) la peau de rat et l'intestin d'agneau.

Depuis quelques années l'effort de recherche dans ce domaine a repris (COOKINGS, 1960, 1961 ; SOUTON et COOKINGS, 1963 *a*, 1963 *b*). KIMBER et HARLEY (1965) ont réalisé une membrane artificielle par coagulation de la fibrine du sang sur des couches de gaze. Récemment, LANGLEY et MALY (1969) ont fabriqué une membrane en versant de l'agar à 2-5 % sur un morceau de tulle moustiquaire en « terylène ». Ces auteurs ont observé que les glossines se nourrissent mieux lorsque la membrane est épaisse de 2 mm et qu'au-dessous se trouve une feuille de mousse de matière plastique ou du coton imbibé de sang.

Nos essais, en 1964, avec un procédé identique, nous ont montré qu'une membrane mince ne fournit pas un stimulus suffisant pour inciter à ingérer le sang ; parmi les glossines en expérience toutes, sauf deux qui s'étaient gorgées rapidement, avaient sondé la membrane durant toute une journée.

AZEVEDO *et al.* (1968) ont fait l'essai de membranes naturelles (peaux, vessie, fibrine) et artificielles (parafilm, cellophane, plastique, agar).

II — Techniques de transport

Le transport a toujours un effet nocif sur les imagos de glossines. Afin de réduire la mortalité, les spécimens transportés sont maintenus à basse température qui ralentit le métabolisme et l'activité. BURNETT (1957) a noté une sensibilité plus grande chez les mâles que chez les femelles.

Pour le transport à longues distances, en avion, GEIGY (1948) et NASH (1964) ont décrit des boîtes isothermes.

Lors des courts transports que nous avons effectués dans la région de Bobo-Dioulasso, il nous a suffi d'envelopper les cages dans des serpillières mouillées ; en saison sèche, l'intense évaporation refroidit. Nous avons également utilisé des boîtes comportant des trous d'aération et des tampons de coton humecté, placés dans le fond. Les glacières portatives, vendues dans le commerce, sont aussi disponibles.

EXPLOITATION DES RESULTATS ET ANALYSE STATISTIQUE.

Les techniques que nous avons décrites dans ce chapitre ont été appliquées selon des protocoles étudiés en vue de l'analyse statistique.

Le principal problème, sur le terrain, est avant tout d'organiser la prise d'« échantillons représentatifs » de la population totale. Certains résultats sont « biaisés » à cause de défauts inhérents aux méthodes, défauts qu'il est souvent impossible, dans les conditions présentes, de supprimer, mais dont on connaît les causes et les effets.

Ainsi, nous savons par exemple que les femelles sont en plus grand nombre que les mâles mais que ces derniers paraissent plus nombreux en raison de leur activité plus grande.

Nos observations, depuis 1964, ont toujours été faites, en chaque gîte, avec deux répétitions, une rotation des équipes et un rythme de prélèvement régulier. Il devient ainsi possible d'analyser, dans un premier temps, l'homogénéité des échantillons dans l'espace puis de procéder ensuite à une analyse dans le temps.

C'est ainsi que nous avons procédé pour analyser la composition des populations par groupes divers (sexe, âge, gravidité, degré d'insémination, stade alimentaire, etc...).

L'analyse dans le temps permet de grouper les résultats semblables par périodes saisonnières et de présenter les fluctuations saisonnières diverses en termes plus généraux.

Les analyses statistiques ont été faites à l'aide de divers tests en choisissant parmi ceux-ci les mieux adaptés aux types de résultats obtenus ; c'est ainsi que nous avons fait appel aux « statistiques non paramétriques » dans les cas de distributions non gaussiennes.

1° — L'homogénéité des échantillons dans l'espace et dans le temps ou des catégories diverses a été analysée par le « Test du χ^2 de Pearson » ; dans le cas des tableaux de contingence 2x2 à faibles effectifs, nous avons employé le « Test du χ^2 corrigé de Yates » et enfin, le cas échéant pour de très faibles effectifs, le « Test exact de Fisher ».

2° — Les comparaisons de proportions ont été faites par les méthodes habituelles (LAMOTTE, 1957 ; SCHWARTZ, 1963).

3° — Les moyennes ont été comparées à l'aide du « test de l'analyse de variance » ou du « t de Student » en appliquant, le cas échéant, « la modification de Cochran ».

Dans le cas de distributions non normales les tests suivants ont été employés :

a) « Test de Wilcoxon pour deux échantillons indépendants » lorsque la distribution mère n'est pas gaussienne et que la variable est continue (*in* WALLIS et ROBERTS, 1964, p. 594).

b) « Test n° 17 de Quenouille » (*in* QUENOUILLE, 1952, p. 154 ; QUENOUILLE, 1964).

4° — Le « test de Kolmogorov-Smirnov pour deux échantillons » permet de comparer globalement les distributions.

5° — Pour déceler une tendance, par exemple, la proportion de glossines à ptilinum dévaginable en fonction de l'âge, nous avons utilisé le « Test de Olmstead » (test des « suites ») (*in* QUENOUILLE, 1964, p. 60-61).

6° — Pour étudier les corrélations entre deux ou plusieurs variables il n'est pas toujours possible, dans les conditions d'observation, de collecter des résultats numériques suffisants ; « le coefficient de corrélation » classique n'a pas été calculé mais nous avons fait appel au :

a) Calcul du « Coefficient de corrélation séquentiel » ou « Test graphique de liaison générale ou d'existence de corrélation » (Test n° 31, *in* QUENOUILLE, 1964, p. 62-63).

b) « Test de corrélation des rangs de Kendall » utilisé lorsque l'on a affaire à deux variables.

c) « Le test de Concordance de Kendall » lorsque le nombre des séries à analyser est supérieur à deux (KENDALL, 1962).

Parmi les ouvrages généraux nous citerons, en outre, les ouvrages de MAXWELL (1961), sur l'analyse des données qualitatives, et de SIEGEL (1956), sur les méthodes statistiques non paramétriques.

7° — L'étude particulière de l'allométrie de croissance a été réalisée en se référant aux articles de HUXLEY (1932), TESSIER (1934, 1948, 1955) et de KERMACK et HALDANE (1950).

CONCLUSION DU CHAPITRE II.

Les techniques et les méthodes que nous avons décrites n'ont nécessité aucun matériel compliqué et onéreux. Il faut cependant remarquer que certaines d'entre elles pourraient être exploitées d'une façon beaucoup plus intensive si certains appareillages pouvaient être à notre portée (mesure de la lumière par exemple). Les méthodes de captures par piégeage simplifieraient et amélioreraient de beaucoup l'échantillonnage ; des pièges nombreux et efficaces permettraient un progrès sensible dans l'estimation des populations réelles.

La mise au point d'une technique d'élevage permettrait de réaliser de nombreuses expériences sur les populations. Le marquage et le lâcher de très nombreux spécimens, tous dans le même état physiologique, permettraient d'étudier les changements d'état physiologique dans les conditions naturelles.

Les efforts récents dans divers laboratoires, tant en Europe qu'en Afrique, contribueront certainement à la mise au point de méthodes nouvelles d'investigation. Nos connaissances deviendront alors encore plus précises.

CHAPITRE III

ASPECTS PHYSIOLOGIQUES IMPLIQUES DANS L'ETUDE ECOLOGIQUE

Après avoir présenté, dans le premier chapitre, l'environnement dans lequel vit *G. p. gambiensis*, nous avons exposé, dans le chapitre II, les méthodes et techniques appliquées au cours des observations et expériences réalisées dans un type particulier d'environnement de savane.

Dans ce troisième chapitre, nous considérons les éléments de la physiologie qui sont importants pour une étude écologique :

- la nutrition et le métabolisme,
- la reproduction,
- la détermination de l'âge,
- les stades préimaginaux.

Le recours à l'expérience de laboratoire n'a été envisagé que lorsque la mise en évidence de certains phénomènes exige, pour éliminer les variables, le maintien à un niveau constant de quelques facteurs contrôlables.

NUTRITION ET METABOLISME.

La nutrition et le métabolisme sont deux éléments qui jouent un rôle important dans le comportement des glossines. De l'état des réserves énergétiques dépendent l'activité et la puissance de vol et, partant, l'importance de la dispersion dans l'habitat.

La vitesse du cycle alimentaire ou de réplétion-déplétion ⁽²⁰⁾ règle le rythme des repas.

Durant la dernière décennie, nos connaissances sur la physiologie de la nutrition et le métabolisme ont fait de grands progrès ; elles nous permettent maintenant d'interpréter le comportement sur une base solide.

Nous passerons rapidement en revue les principales acquisitions récentes, puis décrirons quelques observations personnelles. Le rythme des repas et le choix des hôtes seront traités dans le chapitre IV.

(20) Déplétion : mot que nous tirons du substantif latin « *depletio* » et du verbe « *deplere* ».

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Chez les glossines, les deux sexes sont hématophages. Alors que les mâles sont actifs sous l'effet de stimuli divers (faim, recherche d'une femelle, vue d'un objet ou d'un animal attractif) dans diverses circonstances, les femelles ne le sont que lorsqu'elles sont affamées ou qu'elles vont déposer leur larve (JACK, 1939).

BURSELL (1961b) a reconnu, chez *G. swynnertoni*, quatre phases d'activité. Pendant la première phase, la glossine, totalement inactive, digère et ne réagit pas aux objets mobiles ni aux appâts vivants ; à la deuxième phase, correspondant à la reconstitution des réserves de graisse, elle devient active. Lorsque la graisse est abondante, elle suit un objet mobile et à la troisième phase, quand il reste peu de sang résiduel et que les réserves sont partiellement consommées, la glossine vient aux appâts. En dernière phase, lorsque les réserves sont épuisées, elle réagit aux objets mobiles. Ce schéma du comportement est sans doute celui de la plupart des espèces.

Les observations que nous venons de relater montrent bien l'importance des processus de la digestion et du métabolisme dans le comportement. Il nous paraît opportun de rappeler ici les résultats récents qui nous permettent de mieux comprendre le mécanisme des facteurs déterminants de l'activité.

Les travaux déjà anciens sur la digestion et en particulier sur les enzymes, les symbiontes et le métabolisme de l'eau et des graisses ont été exposés dans l'ouvrage de synthèse de BUXTON (1955, p. 51-81).

L'originalité des travaux récents réside en ce qu'ils comportent des comparaisons entre les résultats obtenus pour des spécimens élevés au laboratoire et pour des spécimens sauvages qui ont subi l'action des facteurs de l'environnement.

LANGLEY (1966a,b, 1967a,b,c) a mis en évidence la relation entre l'activité enzymatique de l'intestin et l'importance et la nature du repas de sang, le sexe et l'âge. Les glossines sauvages, grâce à l'activité liée à la recherche de l'hôte, ont un organisme mieux conditionné pour digérer.

GEIGY *et al.* (1959) ont trouvé de 0,1 à 4 mg de tréhalose chez *G. morsitans* et *G. brevipalpis*, pour 100 g de poids frais.

La composition des excréments a été analysée (BURSELL, 1964).

La régulation de la transpiration par les stigmates a été décrite par GEIGY et HUBER (1952) tandis que le métabolisme de l'eau et des graisses a été étudié de façon approfondie (BURSELL, 1957b, 1958, 1959b, 1960a, 1960b, 1963 ; GLASGOW et BURSELL, 1961).

Le métabolisme respiratoire a été évalué en fonction de la température et des réserves énergétiques (RAJAGOPAL et BURSELL, 1966).

Le rôle de la proline, dans le métabolisme du vol, a été découvert (BURSELL, 1965, 1966b) à la suite d'une analyse des acides aminés libres (BURSELL, 1960 c) et d'une étude de leur métabolisme (BURSELL, 1963).

PETIT (1968) a analysé la composition de l'hémolymphe.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Notre contribution aux recherches relatives à la nutrition est modeste. Les observations que nous présentons ont trait d'une part à la reconnaissance des glossines très jeunes par l'état de leur appareil digestif et, d'autre part, à quelques facteurs impliqués dans la prise d'un repas.

I — Etat de l'appareil digestif chez les glossines ténérales

Dix mâles et trois femelles, maintenus à jeun en élevage et disséqués du premier au septième jour après leur éclosion, ont présenté les caractéristiques suivantes :

a) Présence de méconium : le méconium n'a pas été observé chez un mâle du premier jour et deux mâles du sixième jour ;

b) Etat de l'intestin postérieur : translucide chez quatre mâles disséqués le premier jour, il est devenu opaque à partir du deuxième jour ;

c) Ampoule rectale : demeurée vide chez tous les exemplaires disséqués le premier jour, elle est devenue plus ou moins pleine à partir du deuxième jour, sauf chez un mâle âgé de deux jours et un autre âgé de trois jours ;

d) Tubes de Malpighi : ils sont restés transparents jusqu'au troisième jour, et se sont partiellement ou totalement opacifiés par la suite.

Ces quelques observations nous montrent que durant la période de jeûne et d'inactivité qui suit l'éclosion, l'appareil digestif de la glossine présente un aspect variable en fonction du temps. Une étude plus poussée permettrait sans doute de mettre au point une méthode de détermination de l'âge des mouches ténérales avec la précision d'une journée.

Il semblerait que la translucidité de l'intestin postérieur et la vacuité de l'ampoule rectale caractérisent les glossines ténérales âgées d'un jour, alors que la réplétion de l'ampoule rectale et la transparence des tubes de Malpighi permettraient de reconnaître les spécimens de deux jours.

II — Etude de quelques facteurs impliqués dans la prise des repas de sang

Etat de réplétion du mâle au moment de la prise d'un repas de sang.

Dans la nature, les mâles de *G. p. gambiensis* viennent piquer alors qu'ils se trouvent à divers stades de leur cycle alimentaire.

Afin d'élucider l'influence de l'état de réplétion-déplétion des mâles sur leur comportement de piqûre, nous avons réalisé, au mois de janvier, une expérience portant sur des spécimens sauvages ténéraux ou non ténéraux, affamés ou intermédiaires (voir la description des stades au chapitre II, p. 47-48). Immédiatement après leur capture et leur répartition par catégorie, les glossines ont été placées pendant une demi-heure sur une chèvre maintenue dans la clairière de notre station entomologique de la forêt classée du Kou.

Après leur exposition, les spécimens ont été observés et classés en trois catégories : ceux qui ont pris un repas :

— « complet », lorsque l'abdomen dépasse sur les côtés les ailes repliées en position de repos ;

— « incomplet », lorsque l'abdomen ne dépasse pas les ailes ;

— « nul ».

Les résultats de l'expérience sont présentés dans le Tableau III.

L'analyse globale par le test du χ^2 de Pearson révèle qu'il existe une liaison entre l'état de réplétion à la capture et l'importance du repas pris sur chèvre ($\chi^2 = 32,168$ pour 4 d. d. l.).

TABLEAU III

Propension des glossines mâles sauvages à se nourrir sur chèvres après leur capture, en fonction de leur état de réplétion

Repas sur chèvre	Etat de réplétion à la capture			Analyse par le χ^2 de Pearson
	Ténéaux (T)	Affamés (A)	Intermédiaires (I)	T/A/I (4 d.d.l.) 32,168 *
Complet	37 %	26 %	17,5 %	Ténéaux/Affamés (2 d.d.l.) 11,485 *
Incomplet	30 %	15 %	9,5 %	Affamés/Intermédiaires (2 d.d.l.) 5,409
Nul	33 %	59 %	73 %	Ténéaux/Intermédiaires (2 d.d.l.) 31,812 *
Effectif	70	99	137	

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

La comparaison des groupes pris deux à deux (Tabl. III) montre que les affamés et les intermédiaires se comportent de la même manière et diffèrent des ténéaux. Ces derniers présentent une propension plus forte à se nourrir.

En conclusion, nous pouvons admettre que dès qu'il est en phase d'activité (2^e phase de BURSELL, p. 102) le mâle peut prendre un repas de sang ; cette phase d'activité suit la première phase pendant laquelle il digère et demeure inactif.

Influence de l'état de la peau de l'hôte sur la prise des repas.

Dans les élevages il est souvent observé qu'une glossine refuse de se nourrir. Parmi les hypothèses que l'on peut invoquer pour expliquer cette attitude, nous avons choisi de vérifier celle d'une entrave liée à la pilosité de l'hôte.

Des mâles sauvages ont été placés dans les mêmes conditions que dans l'expérience précédente, mais au mois de février et en considérant deux nouveaux groupes expérimentaux :

- un lot nourri sur un flanc intact,
- un lot nourri sur l'autre flanc rasé de la même chèvre.

L'analyse globale par le test du χ^2 de Pearson n'a donné aucune différence significative.

L'analyse pour chaque état de réplétion à la capture montre que la glossine se comporte de façon identique sur le flanc rasé et le flanc intact (Tabl. IV).

La première analyse semble mettre en opposition les résultats de cette expérience avec ceux de la précédente. Une explication possible peut être recherchée dans la différence des conditions de l'expérience liées aux facteurs climatiques. En février, l'évaporation quotidienne moyenne relevée à la station de Nasso de 1964 à 1967 est de 5,6 à 6,0 mm alors qu'elle est de 4,0 à 5,2 mm en janvier ; les températures moyennes sont alors respectivement 24,6-25,5° C et 21,0-22,8° C. La température et la sécheresse plus

élevées, en février, tendraient à uniformiser le comportement des diverses catégories qui présenteraient ainsi une propension égale à se nourrir.

TABLEAU IV

Propension des glossines mâles sauvages à se nourrir sur le flanc rasé (Fr) ou le flanc intact (Fi) d'une chèvre, en fonction de leur état de réplétion

Repas	Ténéaux		Etat de réplétion à la capture		Intermédiaires	
	Fr	Fi	Fr	Fi	Fr	Fi
Complet	16	9	28	14	16	17
Incomplet	8	10	9	15	10	8
Nul	19	17	35	23	43	40
Analyse par le test du χ^2 de Pearson pour 2 d.d.l.	$\chi^2 = 1,686$		$\chi^2 = 5,568$		$\chi^2 = 0,242$	

Influence du point de piqure sur la prise d'un repas de sang.

Une brève expérience a été réalisée à la suite de la précédente pour savoir si des mâles ténéaux se nourrissent mieux en piquant certains points du corps. Un lot a été placé sous le ventre et un autre sur le flanc rasé d'une chèvre. Sur le flanc rasé, 4 glossines sur 18 se sont nourries alors qu'il y en eut 18 sur 21 sous le ventre ($\chi^2 = 15,889$, différence significative pour 2 d. d. l.).

Conclusion

Les expériences très limitées que nous venons d'exposer montrent que le comportement de piqure de *G. p. gambiensis* est sous l'influence d'un complexe de facteurs liés à la glossine (stade de réplétion), à l'hôte (localisation de la piqure) et aux conditions climatiques.

La description de l'état du tube digestif et des tubes de Malpighi, chez les ténéaux, nous incite à développer les recherches sur de nouveaux critères pour déterminer l'âge de l'imago nouvellement éclos. Ce problème sera étudié plus en détail dans la troisième partie de ce même chapitre.

LA REPRODUCTION.

La physiologie de la reproduction présente un intérêt primordial dans les études écologiques puisqu'elle se propose de décrire et d'expliquer les phénomènes qui permettent aux individus de se multiplier selon un rythme spécifique adapté aux conditions du milieu. Elle est donc impliquée dans l'étude des populations et de leurs fluctuations.

Le déroulement des cycles ovaro-utérins représente un élément essentiel du « cycle biologique ». Afin de mieux replacer dans le contexte général notre contribution personnelle à cette partie de la physiologie, nous exposerons avec quelques détails le dérou-

lement des processus qui se succèdent depuis la formation de l'oocyte jusqu'à la larviposition, sans oublier les notions de base essentielles sur l'anatomie des organes reproducteurs.

Le trait le plus original de la biologie des glossines est sans doute leur mode de reproduction : la larviparité « adénotrophique » (HAGAN, 1951) qui caractérise aussi les Pupipares. C'est chez une espèce de ce groupe, *Melophagus ovinus* L., que DUFOUR (1845) a reconnu « un foetus et un placenta » ; plus tard LEUCKART (1858) identifia la larve, mais on doit à PRATT (1899) et à HARDENBERG (1929) une étude plus approfondie du sujet.

La physiologie de la reproduction, chez les femelles, a toujours retenu plus l'attention que celle des mâles ; ces derniers, néanmoins, pourraient présenter quelque intérêt comme nous le montrerons dans le prochain paragraphe.

I — Anatomie et physiologie de l'appareil génital mâle

L'anatomie de l'appareil mâle des glossines a été décrite par MINCHIN (1905), STUHLMANN (1907) et ROUBAUD (1909). Nous ne reprendrons pas cette description ; nous y ajouterons simplement que chaque testicule est constitué d'un seul « follicule testiculaire » dont la structure est conforme au schéma général des insectes. Les glandes accessoires (ou glandes annexes) sont en position interne par rapport aux testicules.

Récemment, HARING (1968) et HARING & MACFRASER (1968) ont étudié la spermatogénèse chez *G. austeni* et ITARD (1970) chez plusieurs espèces. Les observations faites sur du matériel élevé à 25,5° C n'ont pas permis de mettre en évidence une cellule gonadiale apicale. La division mitotique des spermatogonies commence, chez la pupe, vers le 6^e jour et la division méiotique vers les 7^e-9^e jours ; à ce stade, les cellules gonadiales se trouvent vers l'extrémité postérieure de la gonade et, au troisième jour de la vie pupale, sont histologiquement mûres.

D'après DE WILDE (*in* ROCKSTEIN, 1964, p. 41), dans la plupart des cas, la spermatogénèse chez les insectes est terminée au moment de la mue imaginale. Cependant le mâle de glossine n'est nubile que vers le sixième jour de sa vie ; c'est ce qu'il ressort des expériences de MELLANBY (1936) sur *G. f. fuscipes* (*G. palpalis fuscipes* auct.). En outre, nous savons par les rumeurs de conférences réunissant les spécialistes des glossines, que les mâles ne pourraient s'accoupler efficacement que périodiquement. Si cette périodicité est en rapport avec l'émission des spermatozoïdes, après rupture des spermatocystes, il serait sans doute possible d'établir un parallèle entre ce phénomène et celui de l'ovulation. Si le nombre des travées de spermatocystes est un nombre fixe et spécifique, une méthode de détermination de l'âge physiologique des mâles pourrait être alors envisagée.

II — Anatomie et physiologie de l'appareil génital femelle

1 — ANATOMIE.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

— Anatomie générale.

L'appareil génital d'une femelle récemment éclos se trouve dans la partie postéro-dorsale de l'abdomen, au-dessus de l'appareil digestif. Le développement intra-utérin de la larve le pro-

jette ensuite vers la partie antérieure. Il est inséré sur la paroi du corps par les muscles de l'utérus.

Aux organes fondamentaux comprenant les deux ovaires, les oviductes paires, l'oviducte impair, les deux spermathèques accolées et leur canal, s'ajoutent l'utérus et les glandes utérines.

MINCHIN, STUHLMANN et ROUBAUD (*op. cit.*) ont décrit l'ensemble de ces organes.

— Anatomie des ovaires.

Chaque ovaire contient deux ovarioles (SAUNDERS, 1960 *a*). Les premiers auteurs ont toujours décrit un ovariole unique « à quatre ou cinq chambres ovulaires » (ROUBAUD, *op. cit.*, p. 52) ou « egg-chambers » (MINCHIN, *op. cit.*). HAGAN (1951) maintient encore ce point de vue dans ses descriptions relatives à *G. tachinoides*. ROUBAUD (*op. cit.*, p. 57-58) cite les travaux de PRATT (1899) sur *Melophagus ovinus* ; ce dernier auteur avait déjà observé la présence de deux ovarioles et a indiqué dans son schéma l'ordre de développement des oocytes uniques dans chacun d'eux. La même observation a été faite plus tard (DETINOVA, 1955) chez *Hippobosca longipennis* (= *capensis*) F.

SAUNDERS (1960 *d*) a repris l'étude de l'anatomie fine des ovaires de *G. morsitans* en pratiquant des coupes sériées. Chaque ovariole, de type méroïstique polytrophique, consiste en :

- une gaine ovariolaire extrêmement fine et qui est facilement enlevée à la dissection, en même temps que la gaine ovarienne ;
- un tube folliculaire double la formation précédente et épouse la forme de son contenu qui comprend :
 - un germarium, en position apicale, qui donne naissance, à partir des oogonies, par oogenèse, aux oocytes et aux cellules nourricières ;
 - un pédicelle (ou pédicule) qui est la partie postérieure du tube ovariolaire ;
 - un vitellarium, partie dilatée dans laquelle se déroule la vitellogenèse.

— Anatomie du système nerveux.

Dans une « revue » consacrée au système nerveux des insectes, SCHMITT (1962, p. 144) écrit : « Très peu de travaux ont été réalisés sur l'innervation des régions génitales et postgénitales de l'abdomen ».

D'après BUXTON (1955, p. 9), le système nerveux des glossines n'a pas été étudié mais « il n'y a aucune raison de supposer qu'il diffère des autres mouches ». Nous devons cependant mentionner les études de MINCHIN (*op. cit.*) et de STUHLMANN (*op. cit.*), qui sont bien incomplètes en ce qui concerne l'appareil génital. Le premier auteur a signalé l'existence de trois nerfs abdominaux issus du complexe ganglionnaire thoracique et dont le central, avant de franchir la « taille », se divise en un nerf dorsal et un nerf ventral ; ce dernier, le plus gros, se rend aux organes génitaux pour former, chez le mâle, un plexus. Il en serait de même chez la femelle.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

— ANATOMIE DES OVAIRES.

L'observation de nombreux ovaires de *G. p. gambiensis* nous a permis de constater que, dans chaque ovaire, les deux ovarioles occupent une position bien définie ; il existe, par rapport au plan sagittal de la femelle, un ovariole interne et un ovariole externe (CHALLIER, 1965).

Nous conviendrons de nommer ces ovarioles dans l'ordre du développement de leur premier oocyte.

A — pour l'ovariole interne droit,

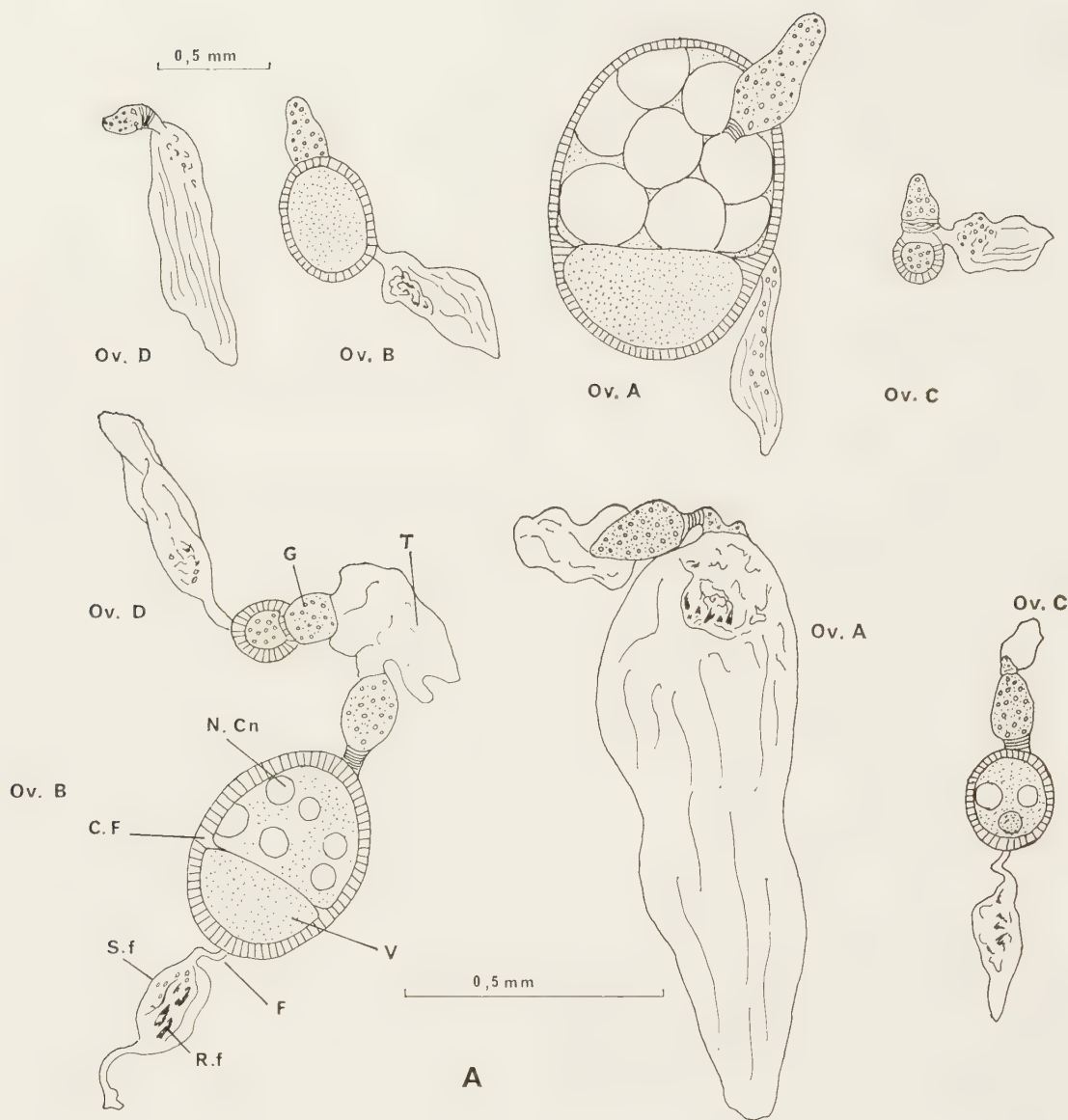


Fig. 20. — A : Les quatre ovarioles disséqués :

— en haut : ovulation anormale chez une femelle du groupe IV a ;

— en bas : ovulation normale chez une femelle du groupe V a ;

(Ov. A : ovariole interne droit ; Ov. B : ovariole interne gauche, Ov. C : ovariole externe droit ; Ov. D : ovariole externe gauche ; T : tunique ou gaine ovariolaire retirée ; G : germarium ; N.C.n : noyau de cellule nourricière ; V : vitellus ; C.f : cellule de l'assise folliculaire ; F : funicule ; S.f : sac folliculaire ou dilatation ; R.f : relique folliculaire).

B : Système nerveux de l'appareil génital femelle (N. gén : nerf génital ; N. sp. : nerf de la spermathèque ; N. Ovd. i : nerf de l'oviducte impair ; N. Ovd. p : nerf de l'oviducte pair ; N. Gl. ut : nerf de la glande utérine ; Sp : spermathèques ; Ov. d : ovaire droit ; Ut : utérus ; Gl. ut : glande utérine).

B — pour l'ovariole interne gauche,

C — pour l'ovariole externe droit,

D — pour l'ovariole externe gauche.

Pour chacun d'eux les oocytes qui se développent successivement sont alors désignés : A1, A2, A3, etc... La séquence des cycles ovariens fait intervenir, dans l'ordre, les oocytes : A1, B1, C1, D1, A2, B2, C2, D2, etc... (fig. 20, A).

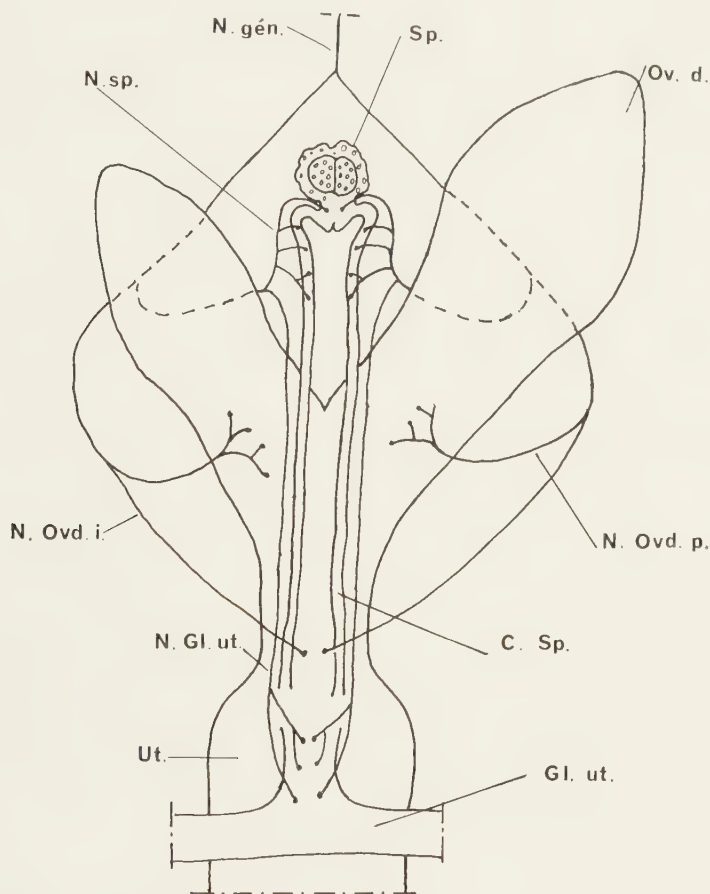


Fig. 20 B

Il arrive cependant que la position relative des ovarioles soit inversée à la suite de leur pivotement ; il semblerait que ce mouvement soit provoqué par la tension créée à la face convexe de l'œuf en cours de maturation ; le petit oocyte, sous l'effet de la tension des enveloppes des ovaires et des ovarioles, serait alors sollicité et glisserait dans la concavité de l'œuf.

Nous avons pu constater cette anomalie chez une femelle ténérale, marquée et recapturée le trente-deuxième jour après avoir été lâchée ; le dernier œuf ovulé avait occupé l'ovariole interne droit alors que, chez une autre femelle, lâchée dans le même état et recapturée le trentième jour après le lâcher, les ovarioles occupaient une position normale (œuf mûr dans l'ovariole externe droit).

— ANATOMIE DU SYSTEME NERVEUX.

A l'occasion de dissections plus soignées des organes femelles, nous avons pu observer leur innervation. Les données descriptives que nous avons réunies sont présentées en un schéma synthétique (fig. 20, B) composé d'après ce qui nous a semblé la conformation la plus plausible. La rupture de certains nerfs nous oblige, en effet, à une reconstitution. Des recherches ultérieures plus exhaustives pourraient préciser certains cheminements et localiser certains points d'innervation.

D'un nerf médian qui semble correspondre au nerf abdominal ventral de MINCHIN (voir paragraphe « Rappel bibliographique ») : le « nerf génital », partent deux nerfs qui se rendent, l'un aux organes droits ou aux moitiés droites des organes impairs et l'autre aux organes ou moitiés symétriques du côté gauche ; ce sont les nerfs « génitaux droit et gauche ». Chacun d'eux à son tour se divise en un tronc commun d'où naissent le « nerf du canal de la spermathèque » et le « nerf de la glande utérine » et un second tronc qui donne lui aussi deux nerfs : le « nerf de l'oviducte pair » et le « nerf de l'oviducte impair ».

La glande utérine est innervée au niveau du canal commun, près de l'abouchement de ses branches multiples ; les terminaisons nerveuses sont symétriques par rapport à son axe.

L'innervation des canaux des spermathèques consiste en plusieurs branches nerveuses qui jalonnent leur section terminale, juste au-dessous des spermathèques.

Le rôle présumé de l'ensemble du dispositif nerveux, au cours des processus du cycle ovaro-utérin, sera évoqué plus loin.

2 — OOGENESE ET VITELLOGENESE.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Le développement des oocytes de glossines a été étudié par SAUNDERS (1961) chez plusieurs espèces. Les ovaires de la pupe de *G. morsitans* non pigmentée de huit jours contiennent deux ovarioles qui consistent en un germarium et un tube folliculaire. Lorsque la pupe acquiert, le douzième jour de sa vie, deux yeux jaunes, les premiers signes de la descente du premier oocyte entouré de son follicule apparaissent, dans le germarium. Dans l'ovaire droit, le follicule descend peu avant le second qui se trouve dans l'ovaire gauche ; la différence de taille entre les deux ira, par la suite, en s'accroissant et, juste avant l'éclosion, le second oocyte de l'ovaire droit descend à son tour alors que le second de l'ovaire gauche ne le fait que vers le quatrième jour après l'éclosion.

Le vitellus commence à se déposer chez la pupe âgée de 21 jours, environ 7 jours avant l'éclosion ; le premier follicule atteint alors la longueur de 0,20-0,22 mm ; cette taille est atteinte le 24^e jour, 4 jours avant l'éclosion, par le deuxième follicule. A l'éclosion, le premier follicule est occupé aux deux tiers par un oocyte rempli de vitellus.

Dans la classe des Insectes, l'oogenèse est achevée avant la mue imaginale chez les Ephéméroptères, les Plécoptères et le sous-ordre des Cicadinea ; elle a lieu durant la phase imaginale chez la plupart des Orthoptères, Coléoptères et Hyménoptères (DE WILDE, *op. cit.*, p. 29).

Chez les glossines, la différence de taille entre les oocytes est la conséquence du fonctionnement cyclique des ovaires (MINCHIN, STULMANN, *op. cit.*) qui fonctionnent en commençant par l'ovaire droit (MINCHIN, *op. cit.* ; MELLANBY, 1937).

Le germarium de chaque ovariole forme périodiquement un follicule qui consiste en une « cellule-œuf » et des cellules nourricières (= trophocytes). Cet ensemble résulte de la division d'une oogonie qui donne un massif de huit cellules-filles dont une, au pôle inférieur, est la « cellule-œuf » surmontée des sept autres cellules nourricières.

L'épithélium folliculaire unistratifié qui entoure cet ensemble est issu probablement de la structure lamellaire que l'on observe à la base du germarium et qui correspondrait au « tissu préfolliculaire » d'origine mésodermique (DE WILDE, *in* ROCKSTEIN, *op. cit.*, p. 12).

VATTIER (1964) a observé, chez *G. p. palpalis* et *G. p. quanzensis*, 15 cellules nourricières ; les 8 cellules nourricières filles se diviseraient en 16 cellules parmi lesquelles une évoluerait en « cellule-œuf » ou oocyte comme chez *Musca domestica* L. (VERHEIN, 1921).

À l'éclosion, la taille des oocytes varie en fonction de celle des individus exprimée en « poids sec résiduel sans graisse » (R. D. W. = « Residual dry weight » des auteurs anglais). Il existe en outre une variation spécifique mais qui est en réalité une variation liée à la taille spécifique ; ainsi les oocytes de *G. brevipalpis* contiennent plus de vitellus que ceux de *G. morsitans*, espèce plus petite que la précédente (SAUNDERS, 1961).

Durant la phase de la vitellogenèse, l'oocyte croît et prend une forme d'abord ovoïde puis allongée. Les cellules nourricières se placent dans la partie antérieure du follicule en formant de l'arrière vers l'avant des groupes de 5 grosses cellules, 6 moyennes et 4 petites (VATTIER, *op. cit.*, p. 27).

Autour du noyau de l'oocyte se dépose une couche de vitellus qui se développe au dépens des cellules nourricières ; le volume de ces dernières diminue alors que celui de l'oocyte proprement dit augmente ; la croissance des oocytes est sous l'influence du repas de sang mais elle n'est pas suspendue si les réserves de graisse sont épuisées par inanition ; la vitesse de développement est plus rapide chez l'individu nourri. Lorsque le repas de sang est retardé, le moment critique du développement de l'oocyte le plus gros est lui aussi retardé. Un seul repas ne suffit pas à amener le premier oocyte à maturité mais, en expérience, il n'existe pas de seuil ; les moindres repas assurent la vitellogenèse aussi bien que les plus importants (SAUNDERS, 1961).

Lorsque la vitellogenèse est achevée se forme le chorion que BEAMENT (1946) décrit comme « la couche de l'œuf extérieure à la membrane de l'oocyte et sécrétée par le follicule ». Chez les glossines le chorion est formé de petites granulations noires groupées en polygones (NEWSTEAD, EVANS et POTTS, 1924).

Chez les femelles vierges, les œufs se résorbent ⁽²¹⁾. Ce phénomène est observé chez les insectes en expérience de « pseudoallatectomie » ; le follicule de l'oocyte cesse de participer à la formation de l'œuf. « Les cellules folliculaires se divisent amitotiquement et absorbent l'oocyte mort. Leur noyau, par la suite, devient pycnotique et les cellules éclatent (break down) et sont absorbées à travers les parois ovariennes » (DE WILDE *in* ROCKSTEIN, *op. cit.*, p. 25-26). WIGGLESWORTH (1936) avait mis en évidence ce processus chez *Rhodnius prolixus* et THOMSEN (1952) chez *Calliphora*.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES.

— ETUDE DE L'ALLOMETRIE DE CROISSANCE DES OOCYTES.

Un organe peut croître plus rapidement ou moins rapidement que l'individu tout entier ou qu'un autre organe pris comme référence (= allométrie). HUXLEY (1932) et TESSIER (1934, 1948, 1955) ont consacré divers travaux au traitement statistique des données relatives à l'étude de ce problème.

Nous avons pensé qu'il serait utile d'étudier le « coefficient d'allométrie » dans le cas de la croissance des oocytes afin de rechercher un éventuel moyen d'améliorer la méthode de détermination de l'âge physiologique (voir, dans ce chapitre, la 3^e partie

(21) Le phénomène est désigné par les auteurs anglo-saxons :
— « oosorption » DE WILDE, *in* ROCKSTEIN, 1964, Vol. I, p. 25),
— « absorption », « reabsorption » (WIGGLESWORTH, 1965, 6^e édition),
que nous traduirons, par la suite, sous le terme de résorption.

consacrée à cette question d'un grand intérêt écologique). En effet, il est *a priori* permis de présumer que l'allométrie de croissance des oocytes pourrait varier avec l'âge ; en d'autres termes, que le développement accéléré de l'oocyte appartenant au cycle en cours pourrait prendre, avec l'âge, de l'avance ou du retard par rapport à l'oocyte du cycle suivant.

Les oocytes d'un millier de femelles prélevées du mois de décembre 1965 au mois de septembre 1966, sur les captures effectuées dans la forêt classée du Kou, ont été mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire ; après les avoir placés dans une goutte d'eau physiologique à 7 pour 1000, leur longueur a été mesurée en comprenant l'épaisseur de l'assise folliculaire.

Dans l'analyse qui suit, seules sont considérées les mesures des deux plus gros oocytes.

Le nuage de points ayant pour abscisse la longueur de l'oocyte le plus grand et pour ordonnée la longueur du suivant, par la taille, a été construit pour chaque groupe d'âge (voir p. 113-114) et en considérant les résultats de saison sèche et ceux de saison des pluies. Après examen des répartitions, nous pouvons grouper les résultats de saison

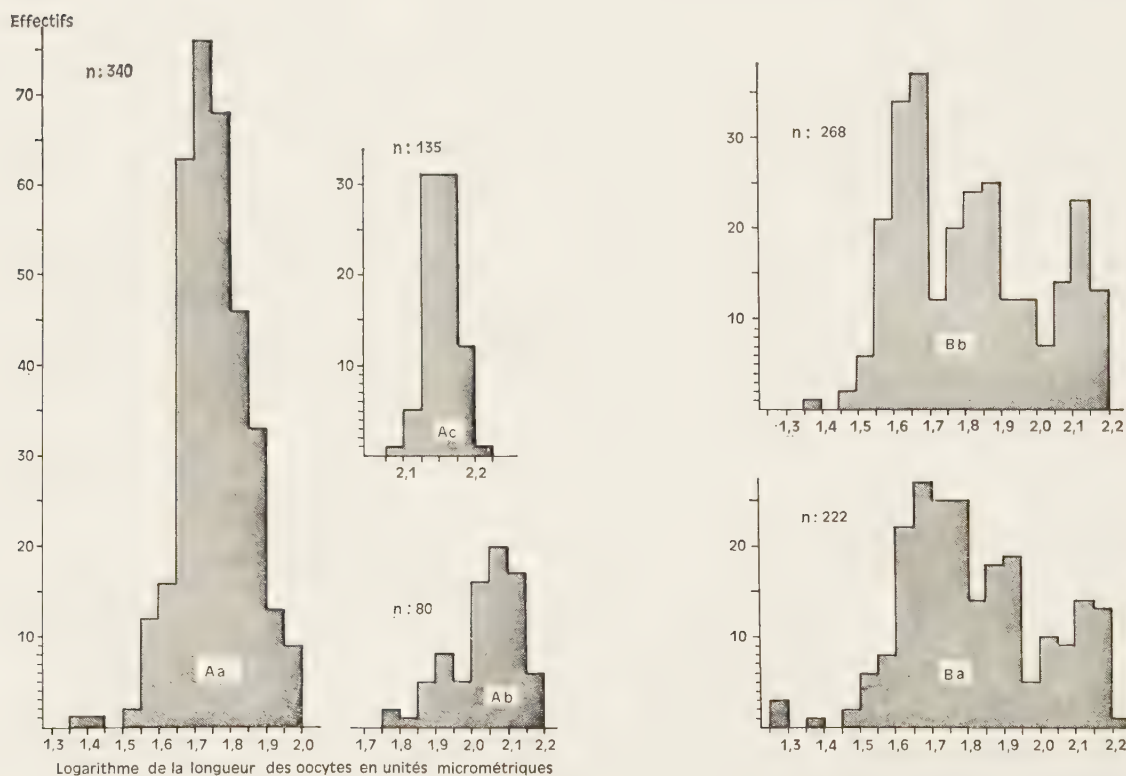


Fig. 21. — Longueur des oocytes mesurée sur des échantillons prélevés sur la population sauvage de la forêt du Kou. Oocyte le plus grand :

A : Chez des femelles nullipares (a : ténérales ; b : non ténérales à œuf immature ; c : non ténérales à œuf mûr).

B : Chez des femelles pares (a : jeunes pares des groupes I, II, III ; b : vieilles pares des groupes IV et au-dessus).

sèche et de saison des pluies. Chez les nullipares, nous avons constaté (fig. 21, A) que les logarithmes des mesures se groupent selon une répartition normale à l'intérieur des sous-groupes Oa (nullipares ténérales qui n'ont pas encore pris leur premier repas de sang), Ob (nullipares dont l'oocyte A₁ est en période de vitellogenèse accélérée) et Oc (A₁ mûr).

Les résultats, pour les différents groupes d'âge, sont tout à fait comparables, aussi avons-nous réuni les groupes I II III (= jeunes paires) et les groupes IV et plus de IV (= vieilles paires).

L'analyse se trouve, de ce fait, simplifiée et permet de mettre en évidence des différences fondamentales liées à l'âge.

Pour les deux derniers groupes considérés (fig. 21, B), nous observons trois modes. L'allure des histogrammes considérés dans leur ensemble doit être interprétée comme un effet du mode d'échantillonnage. Les glossines femelles, en effet, se présentent aux captureurs dans l'état « affamé » ; au cours d'une séance de capture, nous prélevons trois échantillons de chaque groupe d'âge ; chaque échantillon représente la fraction du groupe qui vient prendre son premier, son deuxième ou son troisième repas durant le cycle ovaro-utérin considéré (ce cycle correspond au groupe d'âge).

L'analyse a été réduite au seul calcul des coefficients d'allométrie effectué sur le logarithme des mesures (Tabl. V).

TABLEAU V

Allométrie de croissance des oocytes chez *G. p. gambiensis*.
 x = longueur de l'oocyte du nième cycle ovaro-utérin en cours
 y = longueur de l'oocyte du (n+1) ième cycle
 (mesures exprimées en logarithme du nombre de divisions d'un micromètre oculaire)

Age des femelles. Oocyte du nième cycle en cours :	Nombre de femelles observées	OOCYTE DU nième CYCLE		OOCYTE DU (n+1) ième CYCLE		COEFFICIENT D'ALLOMÉTRIE
		Moyenne	Ecart- type	Moyenne	Ecart- type	
a) immature						
b) mûr (= œuf)		$\bar{x}$	x	$\bar{y}$	s_y	s_y/s_x
1. NULLIPARES						
a)	411	1,808	0,145	1,332	0,078	0,537
b)	78	2,150	0,029	1,535	0,059	2,049
2. JEUNES PARES (I-II-III-paires)						
a)	278	1,927	0,180	1,347	0,089	0,494
b)	27	2,160	0,026	1,530	0,057	2,195
3. VIEILLES PARES (IV et + — paires)						
a)	247	1,814	0,198	1,330	0,103	0,520
b)	20	2,161	0,029	1,529	0,068	2,330

En raison de l'allure des nuages de points (fig. 22) qui montrent une accélération de la croissance du deuxième oocyte (mesure portée en ordonnée) par rapport au premier (le plus grand, porté en abscisse) nous avons distingué un coefficient pour le cas des grands oocytes immatures en train de croître (a) et un pour le cas des oocytes mûrs et qui ont achevé leur croissance (b).

Les paramètres calculés sont la moyenne et l'écart-type qui font partie de la formule du coefficient d'allométrie (S_y/S_x).

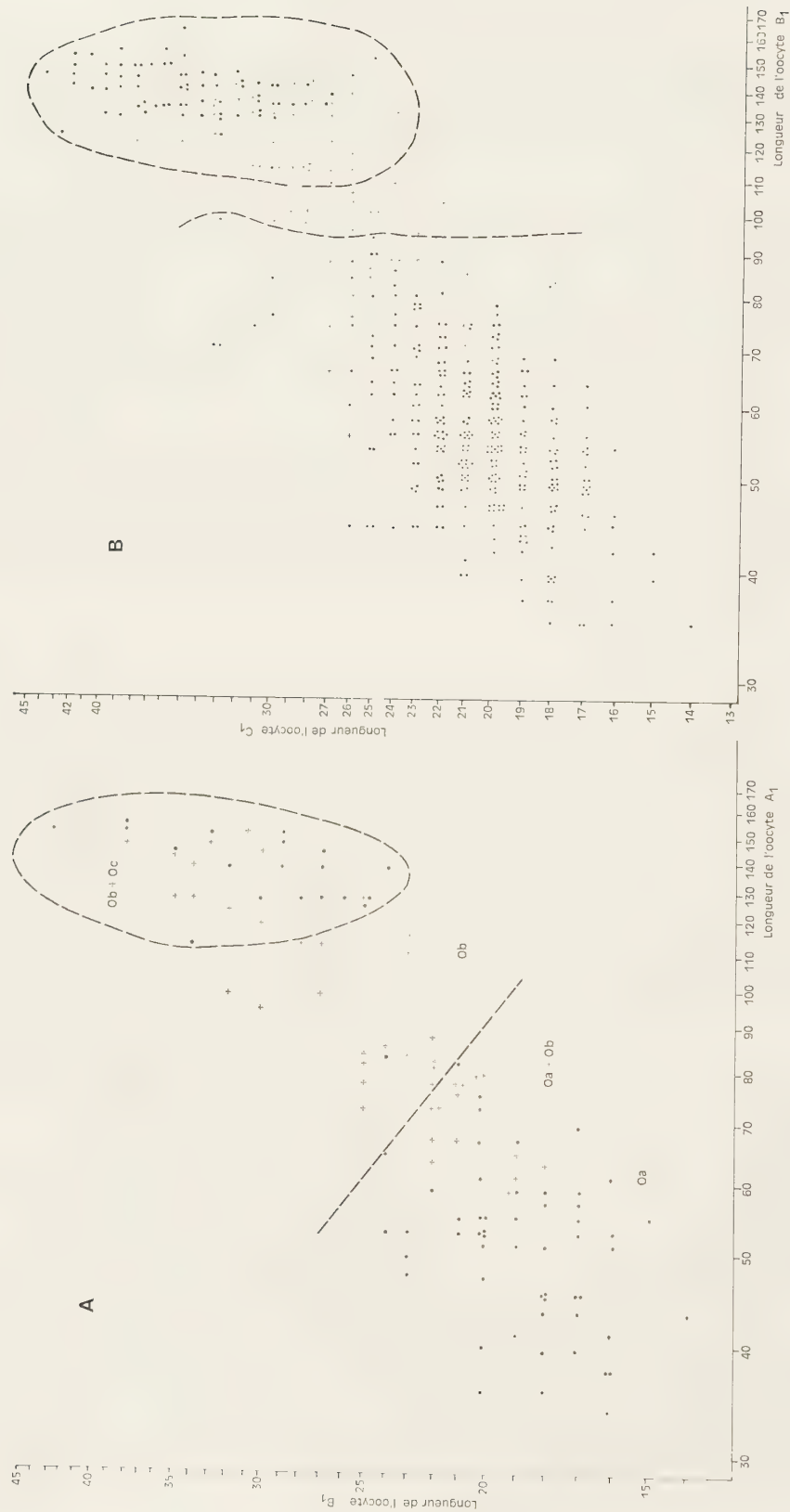


Fig. 22. — Croissance des oocytes.
 A : Chez les nullipares (B1 en fonction de A1) ;
 B : Chez les primipares (C1 en fonction de B1).

L'examen des résultats obtenus pour les trois catégories d'âge considérées nous permet de constater que toutes les valeurs sont très proches les unes des autres.

Nous devons conclure que la croissance relative des oocytes est constante durant toute la vie.

Si nous appelons A la mesure du premier oocyte (ordre par la taille) et B la mesure du second, nous avons la relation :

$$B = a + b \log_{10} A$$

$$B = 10^a A^b$$

si $b = 1$ la croissance est dite « isométrique » ; dans la négative, la croissance est « allométrique ».

Chez les femelles à œuf immature, le coefficient d'allométrie est voisin de 0,5, alors que, chez les femelles à œuf mûr, il est nettement supérieur à 1.

Dans le premier cas, l'allométrie est, d'après les termes de TESSIER (1948), « négative ou minorante » et, dans le second cas, « positive ou majorante ».

Cette variation subite du coefficient d'allométrie signifie :

— pour l'œuf mûr, que la vitellogenèse est terminée et qu'il demeure dans l'attente de l'ovulation ;

— pour l'oocyte suivant, qu'il prend le relais de l'œuf précédent et entre dans la phase d'accélération de la vitellogenèse.

D'après TESSIER (1948) il existe la relation suivante :

$$\frac{y - \bar{y}}{s_y} = \frac{x - \bar{x}}{s_x}$$

où x est la longueur du plus grand oocyte, $\bar{x}$ la moyenne de toutes les valeurs que peut avoir prises x et s_x l'écart-type (mêmes paramètres pour y, la longueur du second oocyte).

On peut en tirer l'équation de la droite « de corrélation organique » (ou axe majeur réduit), dans laquelle apparaît le « coefficient d'allométrie » :

$$y = \frac{s_y}{s_x} x + (\bar{y} - \frac{s_y}{s_x} \bar{x})$$

La quantité entre parenthèses est l'« indice d'origine ». Nous n'établirons cette équation que dans le cas des femelles présentant un oocyte immature ; dans le cas des femelles à oocyte mûr, la corrélation est en effet apparemment nulle.

Nullipares :

$$y = 0,537 x + 0,356$$

Jeunes pares :

$$y = 0,494 x + 0,452$$

Vieilles pares :

$$y = 0,520 x + 0,387$$

La croissance de l'oocyte en phase de vitellogenèse accélérée et celle de l'oocyte qui le suit, dans l'ordre normal des cycles ovaro-utérins, sont liées par une relation (coefficient d'allométrie) qui demeure constante durant toute la vie de la femelle.

Nous verrons dans la troisième partie de ce chapitre comment cette loi de croissance

rend vaine notre tentative de rendre plus précise, dans le cas de vieilles femelles pares, la méthode de détermination de l'âge physiologique.

— LA LONGUEUR DES OEUF S MURS.

Au cours des observations faites sur les oocytes, nous avons, en outre, mesuré la longueur de l'œuf mûr dans l'ovaire ou dans l'utérus (Tabl. VI). En raison des faibles effectifs nous avons fusionné les groupes d'âge en : Nullipares, I et II — pares, III et plus de III — pares, pour les œufs de l'ovaire ; en : I, II et III — pares et IV et plus de IV — pares pour ceux de l'utérus.

Les graphiques des fréquences cumulées relatives sur une échelle d'anamorphose et une échelle arithmétique (Annexe II, Droite de Henry, *in* SCHWARTZ, 1963) montrent que, dans les six cas considérés, la distribution n'est pas normale. Comme exemple nous

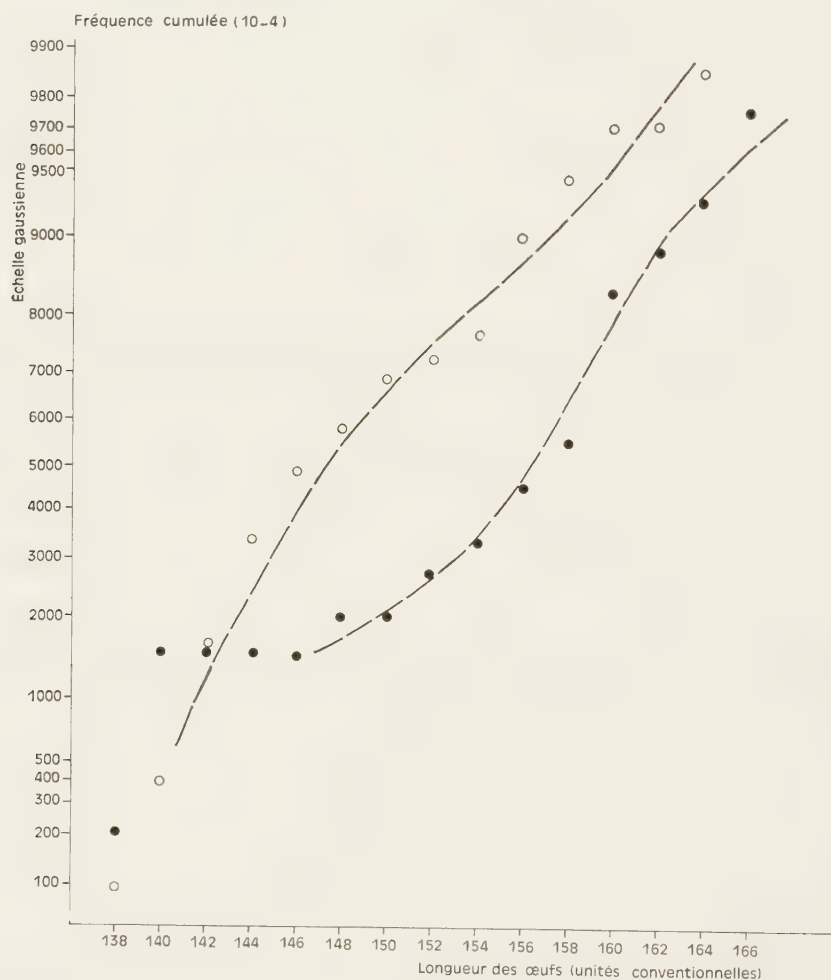


Fig. 23. — Graphiques de Henry pour la longueur des œufs mûrs *in utero* chez des femelles d'âge appartenant aux groupes d'âge IV et plus de IV : échantillons prélevés en saison sèche (cercles, $n = 22$) et en saison des pluies (points, $n = 47$).

Nota. En haut de cette figure, lire 10^{-4} et non 10^{-4} .

retiendrons le cas très évident des œufs mûrs *in utero* des femelles âgées du groupe IV et plus de IV paires (fig. 23).

En raison de la distribution non normale et des faibles effectifs, nous avons utilisé, pour analyser les résultats de toutes saisons, le « test n° 17 de QUENOUILLE » (1964). L'analyse globale n'a révélé aucune différence significative dans le cas des œufs mûrs de l'ovaire et une différence significative dans le cas des œufs de l'utérus. Pour ces derniers, la comparaison entre les groupements (II + III — paires) et (IV et plus de IV — paires) montre que les œufs sont de taille moyenne égale, alors que les œufs du groupe I sont de taille nettement moindre (Tabl. VI).

On peut admettre que, dans les conditions d'observation et d'analyse, la longueur d'un œuf mûr est :

- dans l'ovaire, pour tous âges et toutes saisons : 142,9 ⁽²²⁾ soit 1,129 mm ;
- dans l'utérus, en toutes saisons : pour le groupe I-paires : 146,5 soit 1,157 mm,
: pour les autres groupes : 152,9 soit 1,208 mm.

TABLEAU VI

Comparaison de la longueur des œufs mûrs dans l'ovaire et dans l'utérus, en saison sèche et en saison des pluies.

Saison	Nombre de spécimens observés avec :					
	un œuf mûr dans l'ovaire			un œuf mûr dans l'utérus		
	Groupe d'âge			Groupe d'âge		
	0	I-II	III et +	I	II-III	IV et +
sèche	31	9	16	16	8	22
des pluies	52	11	10	21	34	47
Comparaison entre saisons :						
Test de Wilcoxon pour 2 échantillons (K = e.r)	K = 0,91	K = 1,39	K = 1,71	K = 0,63	K = 0,18	K = 1,58
Comparaison globale :						
Test n° 17 de Quenouille		$\chi^2 = 8,843$ pour 5 d.d.l.			$\chi^2 = 21,898$ * (5 d.d.l.) II-III paires / IV et + paires $\chi^2 = 3,723$ (3 d.d.l.)	
	Pas de différences saisonnières ou liées à l'âge			Pas de différences saisonnières		
CONCLUSION	Longueur moyenne : 142,9 (nombre de divisions d'un micromètre oculaire)			Longueur moyenne des œufs pour le groupe I : 146,5 pour les autres groupes : 152,9		

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

Nous pourrions expliquer l'homogénéité entre saisons par le fait que les captures ont été effectuées dans un milieu favorable ; la forêt classée du Kou présente, en effet, des conditions climatiques et trophiques telles que la glossine est correctement nourrie et que son métabolisme, normal, lui permet de produire des œufs d'une taille peu variable d'une saison à l'autre.

En opposition, la nette différence de longueur entre le premier œuf de l'utérus et

(22) Il s'agit d'unités conventionnelles. L'unité correspond à une division du micromètre oculaire (7,9 μ).

les suivants suggère que le premier ne disposerait pas, durant le premier cycle ovaro-utérin, du temps nécessaire ou des substances nutritives suffisantes pour atteindre la longueur des œufs suivants dont la croissance bénéficierait d'un « rodage » du métabolisme général.

En fait, la période de « rodage » pourrait correspondre au développement de la musculature thoracique chez les individus ténéraux (voir p. 108-109 le paragraphe relatif à l'état ténéral).

JORDAN *et al.* (1969), qui ont observé, dans leur élevage de *G. austeni*, une variation du poids de la puppe en fonction de l'âge de la mère, pensent que les premiers repas de sang sont utilisés pour constituer diverses réserves et en particulier le « corps gras ».

— TAILLE CRITIQUE DE L'OOCYTE AU MOMENT DE L'ACCELERATION DE SA CROISSANCE DURANT LA VITELLOGENESE.

A partir de la taille moyenne de l'œuf mûr dans l'ovaire (142,9 # 143), il devient possible, à l'aide des équations des « droites de corrélation organique » (p. 87), de calculer la taille de l'oocyte au moment de l'accélération de sa croissance en phase de vitellogenèse. Nous prendrons l'équation moyenne

$$y = 0,517 x + 0,398.$$

Nous remplaçons x par sa valeur ($\log_{10} 143$)

$$y = 0,517 \times 2,15\ 534 + 0,398.$$

La taille critique moyenne est alors :

$$0,26\ \text{mm (antilog de 32,5)}.$$

L'oocyte atteint donc la phase de vitellogenèse accélérée lorsque sa taille est parvenue aux 22,7 % de sa taille de maturité.

Nous pouvons maintenant confronter la valeur ainsi obtenue avec les valeurs minimums observées pour chaque groupe d'âge et repérées parmi les nuages de points ayant pour coordonnées la taille des deux oocytes de chaque femelle.

Deux valeurs doivent être quelquefois relevées car, en raison de la dispersion statistique des abscisses d'une part et de celle des ordonnées d'autre part, la taille minimum d'un œuf mûr, pour un groupe d'âge, peut ne pas correspondre à la taille minimum du deuxième oocyte ; cette seconde valeur observée est alors inférieure (Tabl. VII).

TABLEAU VII

Taille critique minimum (Yo) du second oocyte quand un œuf est mûr dans l'un des ovaires (en 0,01 mm)

Groupes d'âge	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	Moyenne
Valeur de Yo liée à la taille minimum des œufs mûrs	30	28	32	41	32	23	30	37	
									30,6
Valeur minimum absolue de Yo		24		33			26	31	

La moyenne de toutes ces valeurs minimums est 0,306 mm donc assez proche de la taille moyenne précédemment calculée.

On peut donc admettre que l'oocyte entre en phase de vitellogenèse accélérée lorsqu'il atteint une taille égale aux 20-25 % de sa taille à maturité.

Considérons le premier cycle ovaro-utérin complet d'une femelle. L'oocyte B¹ est déjà formé à l'éclosion et tandis qu'il atteindra le 1/4-1/5^e de sa taille à maturité l'oocyte A₁ aura, lui, atteint sa taille d'œuf mûr.

Il se trouve également que le développement des stades larvaires *in utero* est en synchronisation avec ces deux phases de la vitellogenèse.

En d'autres termes, la vitesse de croissance de l'oocyte quadruple ou même quintuple lorsqu'il atteint sa taille critique pour passer en phase de vitellogenèse accélérée.

Nous avons synthétisé en un graphique (fig. 24) le déroulement des premiers cycles ovariens chez *G. p. gambiensis* ; pour le démarrage de l'oogenèse au stade pupal nous nous sommes fondé sur les résultats obtenus pour *G. morsitans* (SAUNDERS, 1961).

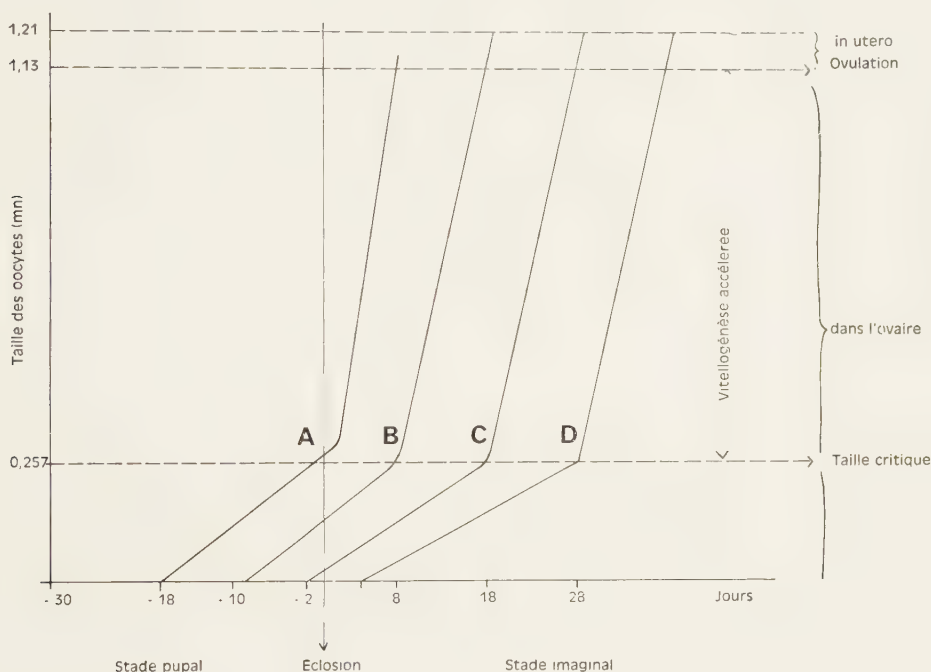


Fig. 24. — Croissance des oocytes durant les quatre premiers cycles ovariens.

A : ovariole interne droit ; B : ovariole interne gauche ; C : ovariole externe droit ; D : ovariole externe gauche.

Chez cette dernière espèce (*loc. cit.*), la femelle nouvellement éclosée porte des oocytes :

A¹ : 0,41 — 0,53 mm

B¹ : 0,21 — 0,25 mm

alors que les tailles moyennes minimums observées, chez les ténérals sauvages de *G. p. gambiensis*, sont :

A¹ : 0,28 mm (valeur calculée par les équations : 0,26 mm)

B₁ : 0,13 mm

le rapport A₁/B₁ est donc égal pour les deux espèces.

3 — L'OVULATION ET SON RYTHME.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.

L'ovulation, chez *G. morsitans*, a été étudiée en détail par MELLANBY H. (1937), MELLANBY K. (1937) et SAUNDERS (1960 d).

L'épithélium folliculaire se rompt et libère l'œuf mûr. Les cellules nourricières, repoussées au pôle antérieur du follicule, dégèrent pour donner un reliquat jaunâtre (= corps jaune, *corpus luteum*) qui ne présente aucune activité sécrétrice. L'œuf descend ensuite à travers l'oviducte pair, puis l'oviducte impair.

La première ovulation, chez *G. morsitans* élevée à 26-27°C, a lieu le huitième-neuvième jour de la vie imaginaire ; les ovulations suivantes ont lieu en moyenne tous les dix jours et 24 heures environ après la larviposition. L'œuf amorce sa descente vers les 15^e-18^e heures.

Après l'installation de l'œuf dans l'utérus, la relique folliculaire passe hors de l'ovariole et demeure un certain temps à l'extrémité postérieure de l'ovaire, près du débouché de ce dernier dans l'utérus comme l'a signalé KUZINA (1950) chez *Stomoxys calcitrans* L.

La dilatation du tube ovariole dans laquelle se trouvait l'œuf, se réduit avec le temps jusqu'à devenir un petit sac ; ce dernier flotte librement à l'extrémité du funicule qui le sépare du germarium d'abord puis de l'oocyte suivant.

Chez les femelles de certains genres de Diptères, *Anopheles* et *Culex* en particulier (DETINOVA, 1963), la trace de chaque ovulation demeure le long du tube ovariole sous forme d'une dilatation ou de « relique folliculaire » si bien qu'au bout de quelque temps il existe une « série de dilatations ».

Chez les glossines, SAUNDERS (1962) a pu observer de telles séries chez *G. pallidipes* et VATTIER (1964) chez *G. f. quanzensis*.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Chez *G. p. gambiensis* nous n'avons trouvé, pendant quatre années de recherches, que trois cas d'ovarioles présentant deux dilatations sur le même tube folliculaire. Dans le cas que nous avons déjà décrit (CHALLIER, 1964), la deuxième dilatation était associée à une déchirure latérale du second sac ; cette observation, décrite aussi par VATTIER (*op. cit.*, p. 46) chez *G. f. quanzensis* nous avait amené à édifier une hypothèse sur le processus de l'ovulation. Nous sommes à même maintenant, par une nouvelle observation, de montrer le bien fondé de cette hypothèse que PINHAO (1966) a, lui aussi, retenue.

Le cas s'est présenté chez une femelle sauvage appartenant au groupe d'âge (IV-4n).

Dans les ovarioles A et B (fig. 20) le germarium et le sac folliculaire ne sont pas fixés respectivement au pôle antérieur et au pôle postérieur de l'oocyte mais se trouvent rejetés sur le côté ; dans l'ovariole C le sac est relié directement au « tissu préfolliculaire » comme si ce dernier ne s'est développé que d'un côté.

Le fait que cette anomalie existe dans les quatre ovarioles à la fois est remarquable car il explique l'attitude des auteurs qui ont décrit, chez les glossines, la présence de « séries de dilatations ».

Le phénomène est très rare et sa fréquence serait spécifiquement basse chez *G. p. gambiensis* et plus élevée chez d'autres espèces telles que *G. pallidipes* et *G. f. quanzensis*.

Nous reprendrons donc notre schéma (CHALLIER, *op. cit.*, p. 988) illustrant les processus normal et anormal de l'ovulation (fig. 25). Dans le cas normal, l'œuf mûr pousse devant lui l'extrémité postérieure du tube folliculaire qui se déchire selon une ligne de

moindre résistance alors que, dans le cas anormal, l'œuf déforme le tube en déviant de l'axe de ce dernier et en rejetant sur le côté le sac produit lors de l'ovulation précédente ; l'œuf se libère alors en déchirant la « hernie » latérale du tube.

OVULATION NORMALE

OVULATION ANORMALE

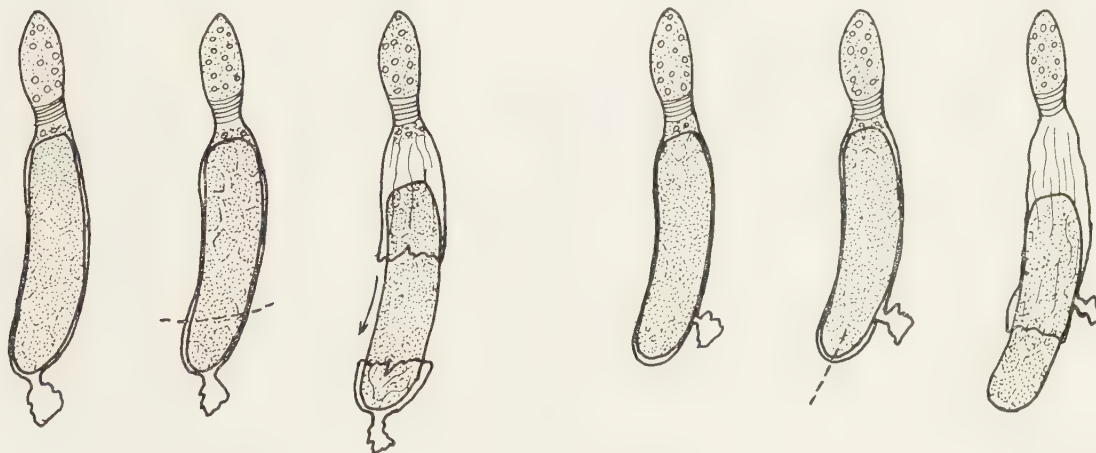


Fig. 25. — Schéma expliquant le processus normal et le processus anormal de l'ovulation.

4 — PONTE UTERINE, INSEMINATION ET FECONDATION.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

ROUBAUD (*op. cit.*, p. 54) a décrit l'anatomie de l'utérus et a donné une illustration précise de la « papille utérine » à l'extrémité de laquelle débouchent, par un orifice commun, les deux canaux des spermathèques et, par un second orifice postérieur au premier, le « conduit excréteur des glandes nourricières ».

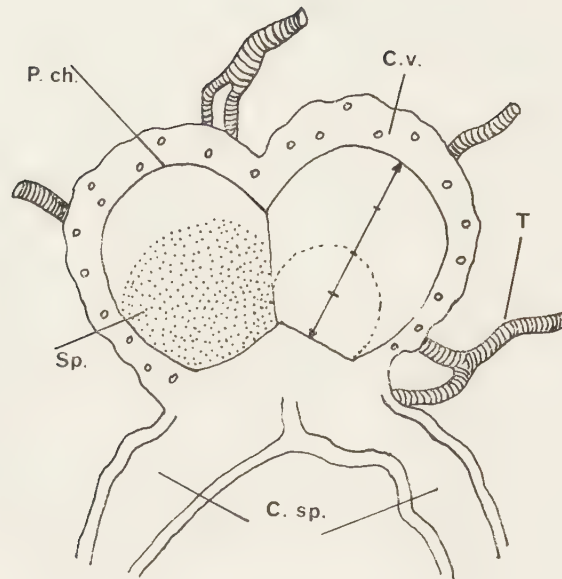
Plus récemment, PINHAO (*op. cit.*, p. 76-83) a redécrit cet organe et son fonctionnement lors de la ponte utérine ; la papille dont l'extrémité distale pointe vers l'avant, subit, lors de la descente de l'œuf et sous l'effet de ce dernier, une rétroversion qui permet ainsi au micropyle de se trouver en face de l'orifice spermatique. Après la mise en place de l'œuf, la papille retrouve sa position primitive.

Le mécanisme par lequel le sperme parvient aux spermathèques est inconnu ; nous manquons non seulement d'information pour le cas des glossines, mais aussi pour l'ensemble des insectes. Nous savons seulement que chez *Drosophila* (NONIDÉZ, 1920), après une période d'inactivité, le sperme se déplace activement vers les spermathèques.

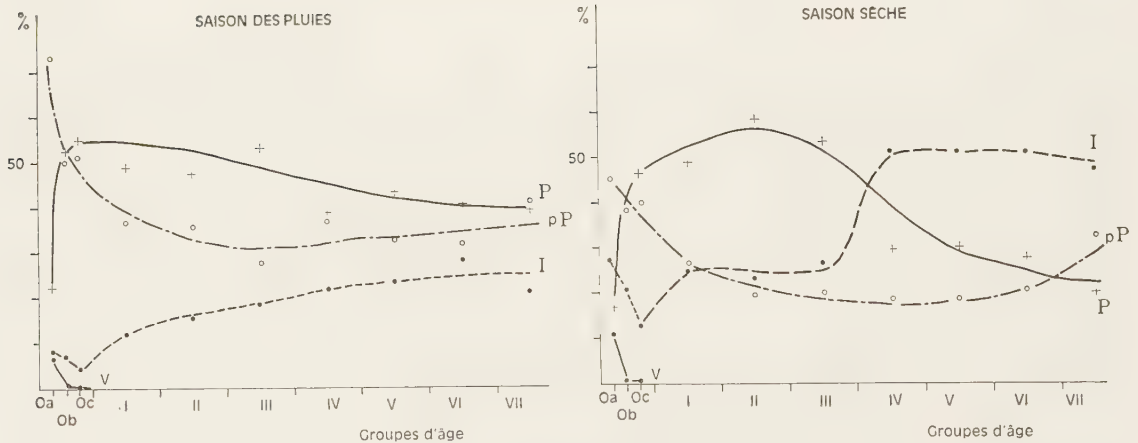
VANDERPLANK (1948 a), par des coupes sériées, a reconstitué le schéma d'un coït normal ; l'orifice du canal spermatique du mâle parviendrait au fond de l'utérus, là où débouchent les canaux des spermathèques. MACHADO (1964) a étudié la coaptation des organes mâles et femelles chez *G. fusca*.

MINCHIN (1905), STUHLMAN (1907), ROUBAUD (1909) et NEWSTEAD (1924) ont décrit les spermathèques.

NASH (1955) a défini un « degré d'insémination » (« degree of impregnation ») en affectant à chaque spermathèque un nombre représentant son degré de remplissage. Le même auteur a défini, en outre, un indice spermathéal (« spermathecal value ») qui est la moyenne des degrés d'impregnation pour une population ou un lot de glossines.



A



B

Fig. 26. — Degré d'insémination des femelles.

A : Spermathèques (C. sp : Canal de la spermathèque C. v : cellules vacuolisées, P. ch : paroi chitinisée, Sp : masse spermatique, T : trachée ; dans la spermathèque droite sont indiqués les repères du remplissage au quart, à la moitié et aux trois quarts).

B : Degré de remplissage des spermathèques en fonction de l'âge (P : spermathèques pleines ; pP : spermathèques presque pleines ; V : spermathèques vides ; I : spermathèques partiellement remplies).

SOUTHON et COOKINGS (1963) ont étudié, en élevage, le degré d'insémination de *G. morsi-tans* ; ils ont observé un accroissement quotidien de 3 à 8 % chez les femelles à spermathèques pleines et âgées de un à quatre jours.

BUXTON a passé en revue les travaux relatifs à la fécondation et l'insémination : « Sur le terrain, il apparaît nettement que pratiquement toutes les femelles sont inséminées alors qu'elles sont encore ténérales » (*op. cit.* p. 322).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Durant deux années, le degré d'insémination des femelles de *G. p. gambiensis* capturées dans les trois gîtes d'étude, a été déterminé en usant de la méthode décrite au chapitre II et illustrée (fig. 26, A).

Nous avons déjà exposé les résultats du gîte de la forêt classée du Kou (CHALLIER, 1968). Dans le présent mémoire, nous reprendrons ces résultats sous une autre forme. L'aspect écologique de cette question sera étudié au chapitre IV. Nous n'envisagerons ici que le degré d'insémination en fonction de l'âge.

Afin de disposer d'effectifs importants, nous analysons les résultats obtenus en saison des pluies, dans la forêt classée du Kou.

Les pourcentages observés durant la saison sèche et la saison des pluies sont présentés sous forme de graphiques (fig. 26, B).

Le « test de Olmstead », appliqué pour mettre en évidence la relation entre le degré d'insémination et l'âge, manque de puissance ; il a été remplacé, dans le cas d'une relation non significative, par le « test de la corrélation des rangs de Kendall ».

Le nombre des couples (10) correspond aux groupes d'âge physiologique (Tabl. VIII a, VIII b).

On peut conclure qu'il n'y a pas de liaison avec l'âge dans le cas des spermathèques vides, mais une liaison très nette existe dans les trois autres cas.

Les graphiques (fig. 26, B) montrent que, chez les nullipares, les spermathèques se remplissent, alors qu'elles ont une tendance à se vider légèrement lorsque vieillissent les femelles. Ces dernières sont toutes fécondées à la première ovulation. Les quelques spécimens pares chez lesquels nous avons noté des spermathèques vides, seraient en réalité des femelles inséminées chez lesquelles la masse spermatique est si ténue que nous les aurions considérées comme non inséminées.

Dans la conclusion de notre article antérieur (CHALLIER, *op. cit.*, p. 64-65), nous avons traduit ces phénomènes en termes de comportement. La femelle de *G. p. gambiensis* s'accouple plusieurs fois durant les premiers jours de sa vie ; les spermathèques peuvent donc se remplir progressivement. Après la première ovulation, il y a impossibilité mécanique pour le sperme, lors d'un nouvel accouplement, d'atteindre les spermathèques. Les travaux de NASH (1955) et de JORDAN (1958) montrent qu'au laboratoire, vers le 10^e jour, seulement 0,69 % des femelles acceptent de s'accoupler une deuxième fois. Ce comportement permet d'expliquer que les spermathèques ont une tendance à se vider progressivement au cours de la vie.

Il faut toutefois noter que les femelles sont toujours suffisamment pourvues en sperme pour que tous les œufs produits soient fécondés et que le degré d'insémination, dans une étude de la dynamique des populations, n'est pas un facteur intrinsèque à prendre en considération.

TABLEAU VIII a

Pourcentages des femelles à spermathèques vides (V), intermédiaires (I), presque pleines (PP) et pleines (P), pour les groupes d'âge physiologique d'une population échantillonnée dans la forêt classée du Kou, en saison sèche et en saison des pluies (Résultats sur les années 1965 et 1966).

Groupes d'âge	SAISON SÈCHE					SAISON DES PLUIES				
	V	I	PP	P	Effectif	V	I	PP	P	Effectif
Oa	11,0	27,3	44,8	16,8	571	6,1	8,4	63,0	22,5	1 327
Ob		21	39	40	55	0,4	7,0	39,9	52,6	228
Oc		13	40	47	68	0,4	4,4	41,0	54,6	227
I		26,0	26,2	49,6	141	1,1	13,2	36,5	49,2	266
II		23,1	19,2	57,7	104	0,5	16,2	35,7	47,6	246
III		27	20	53	78	0	18,7	28,0	53,3	150
IV	1	51	18,5	29,5	81	0,8	21,9	37,9	39,3	224
V		51	18,5	31	65	0,5	22,6	33,0	43,8	212
VI		51	21	28	47	0	27,8	31,6	40,5	212
VII		47	33	20	30	0	21,1	39,8	39,0	123

TABLEAU VIII b

RÉSULTATS DE L'ANALYSE DE LA VARIATION DU DEGRÉ D'INSÉMINATION EN FONCTION DE L'ÂGE

Degré d'insémination. Spermathèques :	Nombre de couples	Test de Olmstead (nombre de suites)	Test de Kendall. Corrélation totale des rangs
Vides	10	6 suites	0,425 (0,48 692) ¹
Intermédiaires	10	2 suites **	—
Presque pleines	10	5 suites	0,678 (0,48 692) ¹
Pleines	10	3 suites *	—

* significatif à $P = 0,05$.

** significatif à $P = 0,01$.

¹ valeur critique tabulaire au seuil $P = 0,05$.

5 — LA GESTATION ET LA « LACTATION ».

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

L'anatomie de l'utérus a été étudiée par les auteurs déjà cités dans le paragraphe relatif à l'anatomie générale.

JACKSON (1948 c) a décrit le « choriothète », organe original dont le rôle est d'éliminer le chorion de l'œuf et la première exuvie larvaire (BURSELL et JACKSON, 1957).

La biologie de la larve *in utero* est sous l'étroite dépendance de la biologie de la mère gestante ; cette dernière, en effet, nourrit sa progéniture par la glande utérine (« glande du lait »). La physiologie de la « lactation », chez les glossines, n'a pas été étudiée de façon très approfondie (BUXTON, 1955). Il serait intéressant d'entreprendre des travaux sur cette phase du cycle ovaro-utérin ; un tel sujet a été traité chez un autre larvipare, le Mélophage du mouton (*Melo-*

phagus ovinus L.), (NICOLLET, 1962, Diplôme non publié). Ce dernier auteur a « parallélisé » les cycles ovarien et utérin, et a mis en évidence des degrés divers de « lactescence » ; dans sa conclusion, il n'exclut pas le rôle de la fécondation et des facteurs endocrines dans le déroulement des cycles.

Il semble que la physiologie de la reproduction doit être considérée comme un ensemble impliquant : le cycle ovaro-utérin complet, le métabolisme maternel, le système nerveux et les facteurs endocrines. Lorsque nous aurons une connaissance plus approfondie des mécanismes de la reproduction, il sera alors possible d'étudier l'action des facteurs de l'environnement sur ces derniers.

L'avortement, par exemple, est un accident qui pourrait jouer un rôle dans la dynamique des populations ; son importance devrait être évaluée au cours des saisons pour en connaître l'incidence sur les fluctuations saisonnières.

Des auteurs ont déjà entrepris l'étude du « cycle » chez *G. palpalis* (HOFFMANN, 1954) et chez *G. morsitans* (PINHAO, 1966).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nos travaux, en la matière, ont consisté à enregistrer l'état de l'utérus (vide, contenant un œuf ou une larve) sur plusieurs périodes saisonnières. L'analyse des résultats sera présentée au quatrième chapitre car nous avons envisagé cette étude dans le contexte écologique.

6 — LES ANOMALIES DE LA REPRODUCTION.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Les auteurs ont décrit, chez les femelles de glossines, quatre sortes d'anomalies de la reproduction : l'ovulation différée, le blocage de l'ovulation, l'avortement et la nymphose utérine.

ROUBAUD (1909, p. 72-76) a décrit des expériences mettant en jeu l'humidité et la chaleur et qui aboutissaient à la rétention de l'œuf dans l'ovaire. Les observations, au laboratoire et sur le terrain, ont montré que la glossine, placée dans des conditions défavorables, libère sa larve (voir à avortement, p. 99). Le tégument larvaire peut durcir avant l'émission de la larve ; la puppe demeure ainsi dans l'organisme maternel qui se trouve condamné à une mort certaine.

L'auteur précédent (*op. cit.*, p. 61-62) a signalé, en outre, que les femelles de *G. palpalis* non fécondées retiennent l'œuf dans l'ovaire et que l'utérus demeure vide. Cette rétention a été observée non seulement chez les vierges (HARLEY, 1966 *b*) mais également chez des femelles fécondées de *G. fuscipes fuscipes* (*G. fuscipes* auct.), *G. brevipalpis* et *G. pallidipes* (HARLEY, 1968).

Par la suite, MELLANBY (1937) a observé chez *G. f. fuscipes* (*G. palpalis* auct.) qu'un retard de l'ovulation peut avoir lieu chez les vierges et des œufs non développés peuvent se trouver dans l'utérus. VANDERPLANK (1947) pense que le retard de l'ovulation, chez les vierges, serait dû à une nourriture insuffisante.

Chez *G. morsitans* (SAUNDERS, 1960 *d*), les vierges, la plupart du temps, se comportent normalement. Les anomalies sont rares mais les vieilles femelles ont une tendance à retenir leurs œufs. Les vierges mûrissent plus d'œufs que les inséminées du même âge. L'auteur conclut que l'insémination ne peut être le facteur contrôlant l'ovulation. PINHAO (1966) a décrit, chez la même espèce, deux types d'anomalies : le développement simultané de l'oocyte des deux ovaires d'un même ovaire et le blocage ovulaire (« bloqueio ovular »).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les anomalies de la reproduction que nous avons observées lors de la dissection de

plusieurs milliers de *G. p. gambiensis* affectent les différentes phases du cycle ovaro-utérin.

Nous envisagerons les cas observés successivement chez :

- des femelles d'élevage,
- des femelles sauvages mises en élevage après leur capture,
- des femelles sauvages disséquées après leur capture.

— ANOMALIES RELEVÉES CHEZ DES FEMELLES D'ÉLEVAGE.

— Femelles accouplées et à spermathèques apparemment vides.

Les cas peuvent se grouper en quatre catégories d'anomalies.

1°) *Blocage de l'ovulation dès le premier cycle ovarien.*

Chez une femelle élevée en septembre-octobre et disséquée le vingt-sixième jour de sa vie, l'ovariole interne droit contient un œuf apparemment normal (fig. 27, A) ; dans l'ovariole interne gauche l'œuf est engagé dans l'oviducte. L'utérus est vide et les oocytes des ovarioles externes sont de même taille.

2°) *Ovulation normale suivie d'un blocage et résorption des œufs (vitellogénèse inhibée).*

Chez une femelle élevée en octobre-janvier et disséquée le 106^e jour de sa vie, l'ovaire droit (fig. 27, B) contient un œuf partiellement « résorbé » dans l'ovariole interne, puis un oocyte normal surmontant un sac folliculaire dans l'ovariole externe. Dans l'ovaire gauche se trouve un œuf mûr en train de descendre dans l'oviducte, alors que l'ovariole externe contient un œuf mûr. Une larve a été déposée le 18^e jour.

3°) *Alternance de blocages d'ovulation avec résorption des œufs et d'ovulations normales suivies de larviposition.*

Une femelle, élevée en novembre-décembre et disséquée le 49^e jour de sa vie, a déposé des larves le 19^e et le 43^e jour. A la dissection, l'ovaire droit (fig. 27, C) contient deux œufs : les 3^e et 5^e qui sont en cours de résorption ; l'oocyte n° 7 se développe. Dans l'ovaire gauche, l'œuf n° 2 est dans un état avancé de résorption ; le n° 6 est en train de mûrir. Il est donc possible de reconstituer l'ensemble de la séquence des cycles ovaro-utérins : le 1^{er} oocyte (A1) se développe ; la première larve est déposée ; le 2^e œuf (B1), qui aurait dû donner une larve vers les 26^e-27^e jours, se résorbe. L'œuf n° 3 (C1) dégénère ; il aurait dû donner une larve vers le 35^e jour. La larve n° 4 provenant de l'oocyte D1 est déposée le 43^e jour alors que l'œuf n° 5 (A2) se résorbe et que les oocytes n° 6 (B2) et n° 7 (C2) se développent.

4°) *Alternance de blocages d'ovulation et d'ovulations normales apparemment sans larviposition.*

Une femelle élevée en octobre-décembre et disséquée le 94^e jour appartient au groupe d'âge Xa. L'ovaire droit contient deux œufs ; l'ovariole interne gauche possède un grand sac qui a contenu l'œuf se trouvant dans l'utérus ; l'ovariole externe gauche a retenu son œuf. Aucune larviposition n'a été enregistrée.

— Femelles inséminées.

Une femelle éclosée, inséminée, élevée et disséquée en même temps que celle du cas précédent appartient au groupe IXa ; sa congénère a donc une avance d'un cycle, due probablement au fait que l'ovulation a été suspendue dans trois ovarioles.

1°) *Avortement.*

Une femelle élevée en octobre et disséquée le 69^e jour de sa vie appartient au groupe VIa. Ses ovaires sont normaux ; l'utérus contient un œuf. Les larves ont été

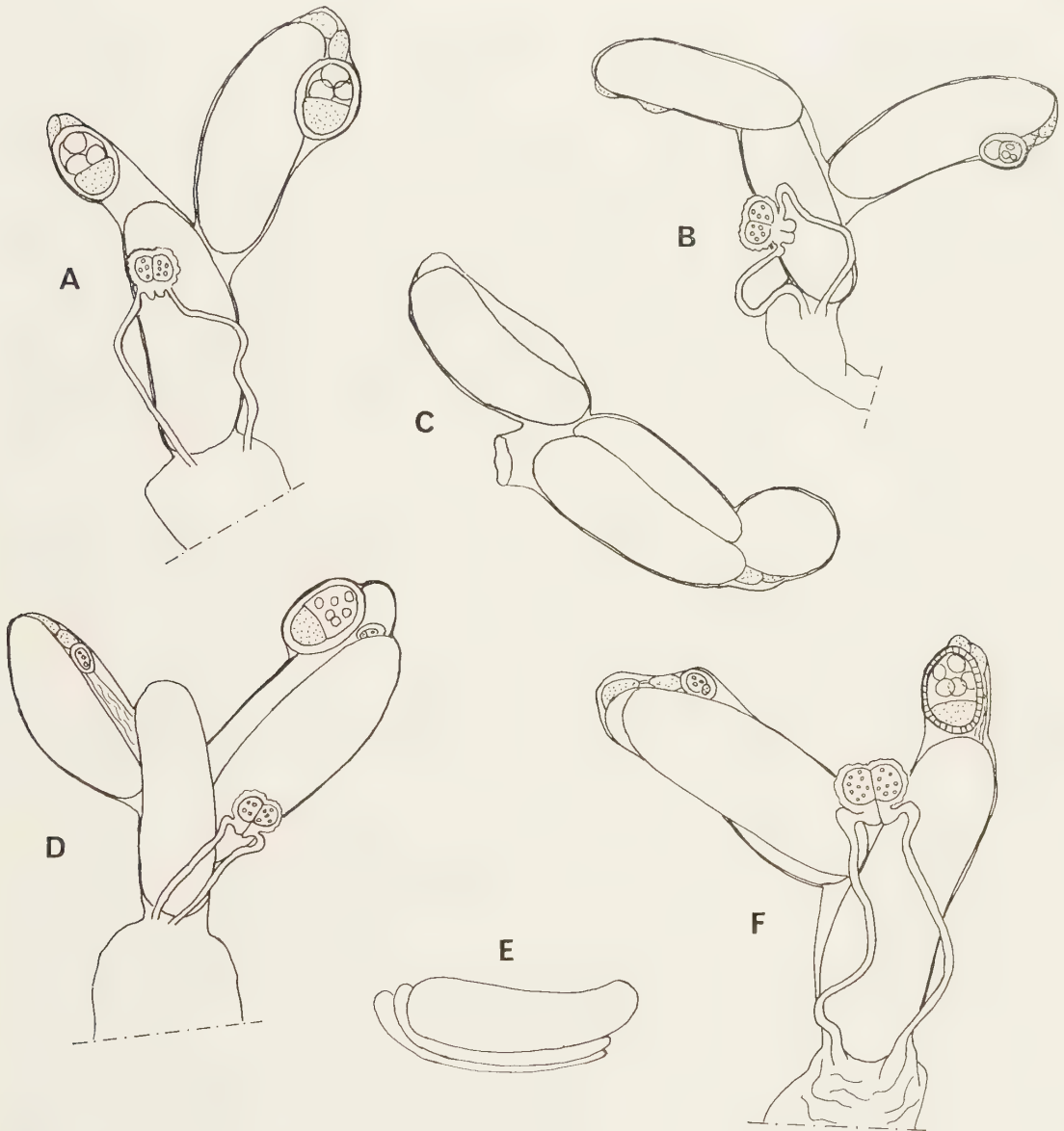


Fig. 27. — Anomalies de la reproduction (pour chaque cas, voir le texte).

déposées les 17°, 46°, 56° et 69° jours. Entre les 17° et 46° jours il y aurait eu deux avortements.

L'avortement est une anomalie que l'on observe également dans les tubes d'observations des tests insecticides et lors des transports de femelles sur de longues distances.

2°) *Blocage d'un œuf avec résorption, ovulation normale et avortement.*

Une femelle, élevée en octobre-décembre et disséquée le 94° jour, possède dans l'ovaire droit un œuf en cours de résorption et dans l'utérus un œuf normal. Elle a déposé deux larves et en est à son 10° cycle. On doit donc conclure que des avortements ont eu lieu.

— **Femelles vierges.**

1°) *Blocage de l'ovulation.*

Une femelle élevée en août et disséquée le 33° jour possède trois œufs mûrs dans les ovaires ; l'utérus est vide.

2°) *Blocage de l'ovulation et de la vitellogénèse, résorption des œufs.*

Une femelle, élevée en juin-août (fig. 27, D) et disséquée le 60° jour, présente un ovariole interne droit avec un œuf en cours de résorption et un oocyte ; l'ovariole externe contient un œuf mûr. L'ovariole interne gauche contient un œuf en cours de résorption et engagé dans l'oviducte et un oocyte, tandis que l'ovariole externe possède un œuf mûr. Les œufs les plus anciens ont dégénéré. L'oogénèse a eu lieu dans les ovarioles A et B mais la vitellogénèse semble être inhibée, comme dans le cas de la figure 27, A, car le petit oocyte interne gauche devrait être un œuf mûr vers le 60° jour de la vie.

3°) *Empilement, dans l'oviducte, des œufs résorbés.*

Une femelle élevée en août et disséquée le 74° jour présente un oviducte avec des œufs complètement résorbés et laminés, empilés et surmontés d'un œuf d'apparence normal. L'ovaire droit contient un œuf mûr ; l'ovaire gauche ne se développe pas.

4°) *Ralentissement des cycles.*

Une femelle, élevée en août et disséquée le 80° jour, possède dans l'ovaire droit deux œufs mûrs et un œuf engagé dans l'oviducte ; l'ovaire gauche contient deux œufs mûrs ; l'utérus est vide. Etant donné l'âge de cette femelle, le nombre de cycles révolus est déficitaire.

5°) *Résorption des œufs dans l'utérus.*

Une femelle élevée en juin et disséquée le 101° jour, présente dans l'utérus des œufs résorbés, dans l'ovaire droit trois œufs mûrs et dans l'ovaire gauche deux petits oocytes surmontant chacun un sac folliculaire.

— ANOMALIES RELEVÉES CHEZ DES FEMELLES SAUVAGES MISES EN ÉLEVAGE APRÈS LEUR CAPTURE.

— **Femelles inséminées.**

Blocage de l'ovulation.

Une femelle, capturée en juillet et disséquée en août, après 36 jours d'élevage, pos-

sède, dans l'ovaire droit, deux œufs engagés dans l'oviducte dont un est résorbé et en cupule ; dans l'ovaire gauche se trouve un œuf en cours de résorption et un oocyte. L'ovariole D possède un oocyte en cours de vitellogénèse et aucun sac. La situation de cette femelle correspond à celle d'un individu de groupe d'âge III.

Une femelle, capturée en juillet et disséquée 73 jours après sa mise en élevage, possède un ovariole A avec deux œufs résorbés et un œuf mûr ; dans chaque ovariole gauche se trouve un œuf en résorption. Les oocytes internes sont les plus gros. La présence de trois œufs dans l'ovariole A indique donc que la femelle en est au moins à son 9^e cycle.

— Femelles apparemment non inséminées.

Empilement des œufs dans l'oviducte.

Une femelle, capturée en juillet et disséquée après 60 jours d'élevage, présente deux ovaires avec chacun un petit oocyte et un germarium surmontant un sac. L'oviducte contient 6 œufs disposés en deux groupes superposés de 3 ; chacun de ces groupes est constitué d'un œuf apparemment normal et logé dans la dépression des chorions des deux œufs résorbés et en cupules (fig. 27, E). Le troisième œuf de chaque ovaire a donc ovulé et entraîné les deux œufs résorbés des cycles précédents.

Un second cas a été observé chez une femelle disséquée 74 jours après sa mise en élevage. L'ovaire droit contient un germarium et un sac folliculaire ouvert sur le côté avec un reliquat du sac précédent ; un œuf vient d'être ovulé. Chacun des ovarioles gauches possède un sac : l'un surmonté d'un germarium et l'autre d'un petit oocyte. L'utérus est vide mais l'oviducte contient 6 œufs disposés en deux groupes, exactement comme dans le cas précédent.

— ANOMALIES RELEVÉES CHEZ DES FEMELLES SAUVAGES, TOUTES INSEMINÉES ET DISSEQUÉES APRÈS LEUR CAPTURE.

Les femelles observées avaient toutes des spermathèques pleines ou presque pleines.

1°) *Première ovulation différée.*

Chez une femelle marquée et recapturée en juin, 19 jours après le marquage, l'œuf mûr A1 commence seulement à descendre dans l'oviducte.

2°) *Oogénèse différée dans l'ovariole B.*

Chez une nullipare capturée en juin, l'ovariole interne gauche ne contient qu'un germarium.

3°) *Démarrage inversé de l'oogénèse (ou de la vitellogénèse).*

Chez une femelle marquée et recapturée en juin, disséquée 22 jours après son lâcher, l'ovariole interne gauche est le plus développé.

4°) *Oogénèse et vitellogénèse simultanée dans les deux ovaires.*

En juillet, chez une femelle du groupe IIa, les ovaires sont de même taille ; chez une autre, recapturée 6 jours après son lâcher, les deux ovarioles externes sont de taille petite et égale. Enfin, chez une troisième nullipare capturée en mai, tous les oocytes sont petits et de taille égale.

5°) *Blocage de l'oogénèse.*

Une femelle, capturée en octobre, présente 4 germariums surmontant chacun un sac folliculaire, au bout d'un long funicule.

6°) *Ovulation différée ou vitellogénèse accélérée.*

Une femelle, capturée en juillet (fig. 27, F), a subi deux ovulations normales suivies d'une troisième en cours alors que le quatrième œuf est déjà mûr.

7°) *Alternance d'ovulations normales et de blocage d'ovulation.*

Une femelle du groupe d'âge III possède deux œufs mûrs dans l'ovaire droit ; dans l'ovaire gauche, un ovariole n'a pas encore subi l'oogénèse alors que l'autre est pourvu d'un sac folliculaire. Seul l'œuf B1 a été ovulé.

Une femelle capturée en juillet retient deux œufs dans ses ovaires et un œuf mûr dans l'utérus.

8°) *Blocage apparemment définitif de l'ovulation.*

Plusieurs cas de cette anomalie ont été observés :

— cas à deux œufs bloqués ; A1 est plat, résorbé et engagé dans l'oviducte, B1 est en cours de résorption ; C1 est mûr et d'apparence normale alors que D1 est encore un oocyte en phase de vitellogénèse ;

— cas à huit œufs bloqués ; chaque ovaire présente quatre œufs mûrs ; l'utérus est vide.

9°) *Empilement des œufs dans l'oviducte.*

Chez une femelle capturée 60 jours après avoir été marquée et lâchée, l'oviducte contient deux œufs presque normaux, un œuf en résorption et un œuf à moitié résorbé. L'oocyte interne droit est presque mûr et les autres oocytes se développent normalement.

10°) *Dégénérescence larvaire in utero avec blocage de l'ovulation.*

Dans le cas d'une femelle qui possède une larve dégénérée dans l'utérus, un ovaire droit avec un sac et un œuf mûr et un ovaire gauche avec un œuf résorbé et un autre mûr, deux hypothèses peuvent être invoquées : la larve dégénérée a bloqué les ovulations suivantes, ou bien le dernier œuf a été ovulé après blocage des précédents mais a donné une larve non viable.

11°) *Dégénérescence larvaire.*

Une larve dégénérée de 2^e stade a été observée chez un individu du groupe VIIb.

12°) *Ovulation prématurée ou larviposition retardée.*

Une femelle capturée en août porte une larve à lobes polypneustiques noirs et un œuf dans l'utérus.

Deux autres cas ont été observés chez des femelles d'âge IV, en juillet et en avril.

13°) *Pupaison in utero.*

Une femelle du groupe III porte une puppe dont les lobes polypneustiques font saillie à l'extérieur.

14°) *Pupaison in utero avec blocage de l'ovulation.*

Une femelle, apparemment du groupe VI, porte une pupe alors que les ovaires contiennent 3 œufs mûrs et deux chorions.

— SYNTHÈSE SUR LES ANOMALIES DE LA REPRODUCTION.

Les nombreux cas d'anomalies que nous venons de décrire semblent être autant de cas particuliers. Nous allons cependant essayer d'en tirer des traits généraux.

1°) Les anomalies de la reproduction ne résultent pas que du « stress » provoqué par la capture ou l'élevage. Les cas relevés parmi les femelles sauvages sont plus rares que les cas d'élevage mais beaucoup plus variés.

2°) Chez les femelles vierges, la vacuité des spermathèques est accompagnée de diverses anomalies.

L'oogénèse a lieu normalement tandis que la vitellogénèse est, soit retardée, soit accélérée.

L'ovulation est toujours dérégulée ; les œufs se résorbent, soit dans les ovaires, soit dans l'oviducte impair où ils s'empilent. Dans les rares cas où la ponte utérine a lieu, la résorption se fait dans l'utérus.

L'empilement des œufs peut être régulier, c'est à dire dans l'ordre normal de l'oogénèse (ovarioles A, B, C, D, etc...) ou irrégulier, lorsque cet ordre est perturbé.

3°) Chez les femelles à faible degré d'insémination peuvent se présenter les mêmes phénomènes que ceux décrits précédemment, mais il peut y avoir, en outre, des cas d'alternance d'ovulations normales et de blocages de l'ovulation, suivie d'une larviposition ou non.

4°) Chez les femelles à haut degré d'insémination, les anomalies sont plus variées et peuvent affecter les différentes étapes du cycle ovaro-utérin. L'oogénèse peut être définitivement suspendue ou différée ; elle peut démarrer dans l'ordre inverse, ovaire gauche — ovaire droit, ou dans les deux ovaires à la fois.

La première ovulation peut être différée. Des ovulations normales peuvent être suivies d'ovulations différées ; il est possible, aussi, que le cas précédent corresponde, en fait, à une accélération de la vitellogénèse.

Dans les cas où ils ne sont pas ovulés, les œufs se résorbent.

Le blocage de l'ovulation peut être définitif mais il existe des cas d'alternance d'ovulations normales et d'ovulations bloquées. A une ovulation normale peut succéder une absence de ponte utérine ; il y a alors empilement des œufs qui se résorbent dans l'oviducte impair ; l'empilement peut être régulier ou irrégulier, comme chez les vierges.

Le processus de l'empilement régulier est le suivant : chaque ovaire retient le premier œuf de chaque ovariole, puis, lorsque le troisième œuf est mûr, il est ovulé et entraîne les deux premiers œufs presque entièrement résorbés. On observe, alors, à la maturité du 6^e œuf (B2) dans l'oviducte impair, deux groupes de trois œufs constitués de deux œufs résorbés et en cupules, surmontés d'un œuf mûr normal.

La dégénérescence larvaire *in utero* a lieu avec ou sans blocage de l'ovulation.

Une ovulation et une ponte prématurée ne se distinguent pas d'une larviposition différée.

La pupaison *in utero* peut être accompagnée d'un blocage de l'ovulation.

7 — HYPOTHESES SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

— Insectes divers.

RÔLE DES *corpora allata*.

ITO (1918) a découvert l'activité sécrétrice des *corpora allata* durant l'oogénèse du *Bombyx mori*. Par la suite, de nombreuses expériences (DE WILDE, *in* ROCKSTEIN, *op. cit.*, Vol. I, chap. 3) d'allatectomie, parabiose, ligatures, transplantations et de transfusion d'hémolymphe ont montré le rôle de ces organes dans le déclenchement de la vitellogénèse. Nous nous arrêtons plus particulièrement aux travaux consacrés aux Cyclorrhaphes.

THOMSEN (1942) a pratiqué l'ablation des *corpora allata* chez des imagos nouvellement éclos de *Calliphora erythrocephala* Meig. et a observé un arrêt du dépôt de vitellus chez 75 % des individus allatectomisés alors qu'elle en observa 60 % chez les mouches âgées de 24 heures et 30 % chez celles âgées de 48 heures. DAY (1943) a expérimenté sur *Lucilia sericata* et *Sarcophaga securifera*. VOGT (1943) a montré que la partie active de l'anneau de Weissmann de la larve de *Drosophila* est la partie dorsale qui correspond au *corpus allatum*.

Les expériences de POSSOMPÈS (1949, 1955) sur *Calliphora erythrocephala* prouvent que l'ablation de l'anneau de Weissmann des larves n'empêche pas le développement complet des œufs chez l'imago. Le même auteur (POSSOMPÈS, 1956) a expérimenté à tous les stades juvéniles de *Sipyloidea sipylos* W. (Phasmoptère) ; les « imagos anticipées issues d'animaux opérés à l'avant dernier stade juvénile, évidemment dépourvus de *corpora allata*, pondent des œufs qui éclosent normalement. Chez les imagos plus précoces, obtenues après suppression de deux ou trois stades juvéniles, les œufs achèvent également leur développement, mais ne peuvent être pondus en raison de l'étroitesse des oviductes conséquences de la réduction somatique de l'animal ». Le même résultat a été observé chez le *Bombyx mori* (BOUNHIOU, 1938 ; FUKUDA, 1944).

Pour conclure, POSSOMPÈS (1956, *loc. cit.*) remarque que *Calliphora erythrocephala* se rattache, suivant le moment de l'intervention expérimentale, aux insectes sensibles ou indifférents à l'absence des *corpora allata* et que le *corpus allatum* ne semble pas agir spécifiquement sur l'ovaire ; son intervention dans la vitellogénèse s'exerce vraisemblablement par l'intermédiaire du métabolisme général (POSSOMPÈS, 1955, *loc. cit.*).

DE WILDE (*op. cit.*, p. 65) pense que l'activité des *corpora allata* ne s'exerce que « dans les cas où l'activité ovarienne démarre après l'achèvement de la métamorphose ».

RÔLE DE LA *pars intercerebralis* ET DES *corpora cardiaca*.

Indépendamment des *corpora allata*, les cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis* jouent un rôle important dans la vitellogénèse.

Nous ne passerons pas en revue toute la littérature sur un sujet aussi complexe que DE WILDE a traité (*in* ROCKSTEIN, *op. cit.*, Vol. I, chap. 3 : Reproduction - Endocrine control).

Parmi les travaux récents, nous citerons ceux relatifs à une espèce ovovivipare (POSSOMPÈS *et al.*, 1967), *Sarcophaga argyrostoma* Rob.-Desv. : « L'activité sécrétrice de la *pars intercerebralis* et l'évolution des ovocytes se trouvent en corrélation étroite. La décharge de neurosécrétat est régulièrement suivie d'une croissance rapide des ovocytes. D'une façon constante, pendant toute la durée de cette croissance et pendant celle du développement intra-utérin, une accumulation de neurosécrétat précède la mise en route du cycle ovarien à venir ».

Sur les espèces larvipares strictes, il semble que le sujet n'ait pas encore été abordé. Nous

essaierons, dans le paragraphe consacré à nos observations, d'apporter quelques éléments à la compréhension de ces phénomènes.

Glossines.

D'après ROUBAUD (*op. cit.*, p. 61 et 63) la présence du sperme est la condition *sine qua non* de la descente de l'œuf dans l'utérus. « Or l'expérience montre qu'il (le déplacement de l'œuf vers l'utérus) est placé dans une certaine mesure sous l'autorité des centres nerveux conscients ou non de la mouche, qui peut l'entraver ou le suspendre complètement dans certaines circonstances ; il y a de la part des femelles, *autorégulation active* de leur gestation. Ainsi le rythme de la succession des pontes est placé, dans une large mesure, sous l'autorité, probablement réflexe, des centres nerveux de la glossine mère ».

Pour SAUNDERS (1960 *d*), l'insémination ne peut être le facteur contrôlant l'ovulation. Cet auteur (SAUNDERS, 1961) a constaté que la vitellogénèse commence avant l'éclosion ; on ne peut donc impliquer, pour son déclenchement, le stimulus de la prise du repas qui provoquerait l'émission d'une hormone. Cependant, le processus se poursuit et l'accélération de la croissance n'est amorcée probablement que par la prise du premier repas de sang.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous n'avons pas effectué d'expériences pour mettre en évidence les processus régulateurs de l'oogénèse, de la vitellogénèse, de l'ovulation et de la ponte utérine, mais, à la lumière des travaux des auteurs précédemment cités et de nos propres travaux, il nous est possible de dégager des éléments pouvant apporter quelque éclaircissement sur ce sujet.

Puisque la vitellogénèse commence environ sept jours avant l'éclosion, mais qu'il faut très probablement un repas de sang pour que se poursuive le processus engagé, il semble fondé de lier le cas des glossines à celui de *Calliphora erythrocephala* étudié par POSSOMPÈS (voir p. 104). Le *corpus allatum* interviendrait dans la vitellogénèse par l'intermédiaire du métabolisme général.

L'imago formé *in pupa* possède des réserves qui constituent un « volant métabolique » ; ce dernier permet aux divers processus physiologiques, et en particulier à celui de la vitellogénèse, de se dérouler jusqu'au moment où l'imago peut subvenir lui-même, après l'éclosion, à ses propres besoins.

Le déclenchement périodique de l'oogénèse, successivement dans chacun des quatre ovarioles, demeure encore inexpliqué mais nos observations montrent que l'oogénèse est indépendante de l'ovulation et que l'accélération de la vitellogénèse est déclenchée au moment de la maturité de l'œuf précédent.

L'allométrie qui caractérise la croissance des oocytes indique que la maturité de l'œuf et le déclenchement de l'accélération de la vitellogénèse du cycle suivant sont liés. On pourrait supposer que l'œuf mûr secrète un « principe accélérateur » et agit selon le processus décrit chez divers insectes (DE WILDE, *op. cit.*, p. 73-75). Mais comment serait alors déclenchée la vitellogénèse du premier oocyte (A1) qui a lieu sans qu'un œuf précédent ait mûri ?

Il existe des mécanismes de rétroaction (feedback mechanisms) ; l'activité ovarienne affecte la fonction des *corpora allata*. NAYAR (1958) a observé que, chez la punaise *Iphita limbata* Stål, il y a une participation directe des ovaires au mécanisme de contrôle. L'injection d'extrait aqueux d'ovaires actifs contenant des œufs mûrs provoque l'émission de matériel sécrétoire par les *corpora cardiaca* et en même temps inhibe le *corpus allatum*. « L'activité ovarienne est cyclique dans ce cas ».

Les glossines sont un matériel de choix pour étudier ces phénomènes et l'originalité de ces larvipares réside en ce que chaque ovariole fonctionne l'un après l'autre. Il existe donc un mécanisme de contrôle très bien réglé dont il serait fort intéressant de découvrir le centre directeur. L'oogénèse, en effet, n'a lieu, pour chaque ovariole, qu'à un moment bien précis. Nous pensons, comme ROUBAUD (1909), que l'ovulation et la ponte utérine sont sous le contrôle de l'insémination. Il semble même que le facteur impliqué soit le « degré d'insémination » ; notre assertion ne contredit pas celle de SAUNDERS (voir p. 105) car il peut y avoir ovulation sans ponte utérine, et, dans certains cas, cette dernière peut avoir lieu. Il semble donc qu'il y ait, dans certaines circonstances, forçage du « verrou ovarien » et aussi forçage du « verrou de l'oviducte impair », peut-être sous l'effet de la pression des œufs mûrs. Cette faculté de forcer serait spécifique : chez *G. p. gambiensis* elle serait plutôt faible, alors que chez *G. morsitans* et *G. tachinoides* elle serait permanente ou quasi-permanente.

Les phases successives du cycle ovaro-utérin : oogénèse, vitellogénèse, ovulation, ponte utérine et probablement la « lactation », doivent se déclencher de façon ordonnée.

Les caractéristiques anatomiques du système nerveux, décrites plus haut (p. 82), suggèrent que l'ovulation a lieu par commande nerveuse au niveau d'un « verrou » situé à la base de l'ovaire ; il en est de même pour la ponte utérine, grâce à l'innervation de la base de l'oviducte impair et aussi, pour la « sécrétion lactée » des glandes utérines. Le canal des spermathèques qui est, lui aussi, innervé, fonctionnerait à la façon d'une « presse » ; sa contraction provoquerait la formation d'un « fil spermatique » un peu à la façon du dévidage d'une quenouille ; dans le cas d'un faible degré d'insémination, la masse spermatique ne permettrait pas au « fil » d'atteindre l'œuf à féconder.

Tous ces processus pourraient dépendre d'un ou plusieurs centres intégrateurs dont les ordres seraient transmis, soit par voie humorale, soit par voie nerveuse ou les deux à la fois comme le montre le schéma d'HIGHNAM (1962) et celui d'ENGELMANN (*in* ROCKSTEIN, Vol. 1, pp. 72 et 76).

Nos expériences sur des glossines sauvages mises en élevage et nos observations sur des femelles sauvages disséquées après leur capture révèlent que, dans les conditions naturelles, aussi bien que dans les conditions du laboratoire, le cycle ovaro-utérin peut subir l'effet de « stress ». Certains facteurs défavorables, tels que coups de chaleur, inanition, captivité, manipulation, contact avec un insecticide (avortement dans les tubes d'observation), constituent autant de stimuli qui pourraient agir par l'intermédiaire du système nerveux et peut-être même à partir d'organes sensoriels.

CONCLUSION.

Nos connaissances en matière de reproduction chez les glossines ont fait, durant la dernière décennie, de grands progrès. Il faut noter cependant que nous avons plus particulièrement exploité les particularités anatomiques et physiologiques des ovaires pour mettre au point une méthode de détermination de l'âge physiologique (voir plus loin dans ce chapitre).

La constance du coefficient d'allométrie, au cours de la vie, nous indique que la croissance est harmonieuse et qu'on ne peut compter sur une « distorsion » du coefficient pour discriminer des groupes d'âge.

L'augmentation de la taille des œufs *in utero* avec l'âge est en accord avec les récentes observations de JORDAN *et al.* (1969).

D'autres phases du développement méritent pourtant qu'on s'y arrête plus longuement ; il semble qu'il faille envisager une étude complète de l'ensemble de l'appareil. La larviparité, en effet, suppose qu'il y ait entre le fonctionnement de l'ovaire, celui de l'utérus, des glandes utérines et des spermathèques, une coordination dont il serait intéressant de découvrir le mécanisme. Il est fort probable que les systèmes nerveux et endocriniens sont impliqués, ainsi que le métabolisme général. On connaît, chez des insectes à mode de reproduction plus simple et notamment chez *Musca domestica* un mécanisme de rétraction entre les ovaires et le *corpus allatum* (ADAMS, 1970). Sans doute que chez des larvipares vrais, doit exister tout un réseau d'information dépendant de centres intégrateurs.

Un autre aspect de la reproduction est l'étude des anomalies. Parmi toutes celles inventoriées, l'avortement de la larve mérite une attention particulière car il a peut-être un rôle à jouer comme « facteur K » ⁽²³⁾.

L'appareil génital mâle et son fonctionnement n'ont jamais reçu toute l'attention qu'il aurait fallu. Son étude devrait s'inscrire en bonne place, car les mâles se présentent, dans les recherches sur le terrain, en plus grandes quantités que les femelles. Leur rôle devrait être prééminent ou au moins complémentaire de celui de leurs partenaires. Il faudrait donc entreprendre des recherches fondamentales sur la physiologie du mâle pour supputer les points d'intérêt de ce sexe.

LA DETERMINATION DE L'AGE CHEZ L'IMAGO

La possibilité de déterminer l'âge d'un insecte présente en soi un grand intérêt. Si elles sont suffisamment précises et fidèles, les méthodes de détermination permettent d'étudier la structure des populations et leur dynamique, l'activité et l'action de l'environnement aux différents âges.

CLARK et ROCKSTEIN (*in* ROCKSTEIN, 1964, Vol. I, Chap. 6, p. 227-281, « Aging in Insects ») ont traité du vieillissement chez les insectes. Ces auteurs, toutefois, ne font aucune mention des méthodes de détermination de l'âge.

Le but de cette troisième partie du chapitre sera donc de passer en revue les méthodes utilisées en général pour les insectes et en particulier pour les glossines.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

— La détermination de l'âge chez l'imago.

MÉTHODES FONDÉES SUR LES MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES LIÉES A L'ÂGE

Ces méthodes font appel généralement à la perte d'une partie de la vestiture du tégument. Les premiers, MARCHOUX *et al.* (1903) ont reconnu ainsi, parmi des femelles d'*Aedes aegypti* L., des jeunes et des vieilles. PERRY (1912) a utilisé, pour les anophèles, le degré d'usure des ailes et la perte des écailles tégumentaires.

(23) « Facteurs K » : « facteurs clés » (« Key factors »), voir chapitre IV.

L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE DES FEMELLES.

La méthode la plus précise est certainement celle qui implique la modification du tractus ovarien après chaque ovulation. Les ovulations étant périodiques, il est possible de relier leur fréquence à l'âge chronologique.

DETINOVA (1963) a passé en revue les travaux relatifs aux insectes d'intérêt médical et notamment aux vecteurs du paludisme. Elle attribue à KOJEVNIKOV (1903) le mérite d'avoir été le premier à distinguer une femelle d'anophèle pare d'une nullipare.

Dans un article plus récent, ce même auteur (DETINOVA, 1968) s'est plus particulièrement intéressé à la structure des populations étudiées à partir des méthodes précédemment décrites.

Le principe fondamental de la détermination de l'âge physiologique consiste à repérer, sur le tube ovariole, la trace des ovulations successives pour en déterminer le nombre. L'œuf, après sa descente dans l'oviducte, quitte le tube ovariole qui demeure dilaté.

Chez les anophèles, il est possible de trouver, sur un même tube, plusieurs dilatations en série qui correspondent à autant d'ovulations. Le cas des anophèles ne se présente pas chez toutes les familles jusqu'ici étudiées ; chez la plupart, on ne peut dénombrer les dilatations et on se contente de catégories telles que nullipares, primipares, paucipares.

Nous ne reprendrons pas les nombreuses études consacrées aux familles d'insectes d'intérêt médical ou vétérinaire (voir DETINOVA, 1963) ; nous citerons seulement ceux réalisés en Afrique occidentale sur : *Anopheles gambiae* Giles (BRENGUES *et al.*, à paraître ; Coz, 1964 ; HAMON *et al.*, 1961 a, 1961 b), *A. funestus* Giles (BRENGUES *et al.*, à paraître), *Culex fatigans* Wiedemann (SUBRA, à paraître), *Simulium damnosum* Theobald (LE BERRE, 1966).

— La détermination de l'âge chez les glossines.

Plusieurs tentatives ont été faites chez les glossines pour distinguer des groupes d'âge ; les méthodes utilisées jusqu'ici impliquent :

- la reconnaissance de l'état « ténéral »,
- l'observation de la couleur des ailes,
- le degré d'usure du bord postérieur des ailes,
- l'âge physiologique.

L'ÉTAT TÉNÉRAL.

La définition de l'état ténéral a été donnée, pour la première fois, par JACKSON (1933 a) qui a décrit la morphologie externe et interne des spécimens se trouvant dans un tel état.

Nous citons la définition condensée de BUXTON (1955, p. 707) : « Les jeunes mouches (généralement symbolisées dans les tableaux par Y) sont des insectes qui ne se sont jamais nourris, si bien que l'intestin doit toujours être vide, sauf quand il se trouve un peu de meconium provenant de la puppe. Si l'on presse délicatement une jeune mouche, le ptilinum se dévagine ; la jeune mouche donne, au toucher, l'impression d'un mœlleux « savonneux ». Le terme « ténéral » est appliqué à de tels insectes ».

Nous savons par de nombreuses études sur le métabolisme que des glossines dans un tel état présentent des caractéristiques physiologiques différentes de celles des spécimens plus vieux.

JACKSON (1946) a observé, lors d'expériences de lâcher-recapture, que cet état persiste durant 3 à 4 jours et très rarement jusqu'à 10 jours. La consistance molle du thorax est due en réalité au fait qu'avant la prise du premier repas, les muscles thoraciques ne sont pas développés (BURSELL, 1961 c ; GLASGOW et GLASGOW, 1962).

GLASGOW (1963, p. 34), qui admet les trois critères principaux cités plus haut, discute de leur validité. Comme BURSELL a trouvé des états intermédiaires entre ténérales et non ténérales, la consistance molle du thorax ne constitue pas un bon critère. Les muscles, en effet, mettent

un certain temps pour arriver à leur développement complet et provoquer la tension du tégument. Il faudrait un second repas aux mâles et un troisième aux femelles, pour sortir de ce premier âge. A propos de la dévagination du ptilinum le même auteur (*loc. cit.*) ajoute «... et c'est probablement par coïncidence que la possibilité de se dévagner cesse environ au même moment que le premier repas ». Cependant, chez *G. f. fuscipes (palpalis fuscipes auct., JACKSON, 1949)*, le ptilinum peut encore être dévagné pendant une longue période de la vie.

L'apparence « blanc-poisson » de l'abdomen, en lumière transmise, serait complètement et immédiatement détruite par un repas.

Il semble que, dans l'état actuel de nos connaissances, il faille obtenir des renseignements plus précis sur l'état ténéral et trouver d'autres critères. Après l'éclosion et avant la prise du premier repas, certaines transformations affectent la jeune glossine ; étudiées de plus près, elles permettraient sans doute de connaître, avec beaucoup plus de précision, l'âge de l'imago nouvellement éclos.

LA COULEUR DES AILES.

Au Sierra Leone, *G. p. gambiensis (palpalis auct., SQUIRE, 1950)* porte des « ailes enfumées » (smoky wings) lorsqu'elle est jeune ; plus tard, les ailes sont « fauves » (tawny), puis enfin, fauves et éraillées. Les trois groupes sont désignés AG1, AG2 et AG3. Cette distinction en groupes d'âge a permis à l'auteur d'interpréter certains éléments de la biologie de cette espèce.

LE DEGRÉ D'USURE DU BORD POSTÉRIEUR DES AILES.

Nous avons déjà décrit les groupes de JACKSON (1946) dans le chapitre précédent (p. 45). Cet auteur a utilisé, plus tard, sa méthode sur le terrain (JACKSON, 1948 *b*, 1950, 1953) et a conclu qu'il n'y a pas de variation saisonnière du degré d'usure.

GLASGOW (1958) n'a pas trouvé un âge réel en rapport avec le degré d'usure des ailes ; sans doute parce qu'il avait lâché des *G. morsitans* marquées dans un habitat de *G. swynnertoni* et à une saison différente de celle de JACKSON.

Plus récemment, HARLEY (1967 *a*) a noté chez *G. pallidipes* et *G. f. fuscipes (palpalis fuscipes auct.)* que « ... chaque catégorie d'usure inclut des mouches d'âges largement différents ». L'âge dont il s'agit est l'âge déterminé par la méthode physiologique (voir paragraphe suivant).

LA DÉTERMINATION DE L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE.

A la suite d'une étude de l'anatomie et du développement des ovaires et des ovarioles, SAUNDERS (1960 *b*, 1960 *c*, 1961) a mis au point une méthode de détermination qui s'inscrit parmi celles déjà décrites par DETINOVA (*op. cit.*) pour d'autres familles d'insectes d'intérêt médical et vétérinaire.

Dans ce chapitre, nous avons décrit le développement des oocytes et l'ovulation ; le principe de la méthode en découle directement. Puisque chaque ovariole développe un oocyte à la fois, il est possible de savoir si une glossine est : nullipare (aucun sac folliculaire ou dilatation au-dessous des oocytes ou du germarium des quatre ovarioles), I-pare, si elle ne possède qu'un sac folliculaire ; II-pare, si elle en possède deux ; mais après l'ovulation du quatrième œuf, nous retrouvons le même aspect anatomique pour les groupes d'âge qui sont séparés des quatre premiers par un nombre d'ovulations multiple de 4. Cette situation est due au fait qu'on ne trouve pas, comme chez les anophèles, sur chaque tube folliculaire, la trace de chacune des ovulations précédentes.

Cependant, SAUNDERS (1962) a noté, chez *G. pallidipes*, la présence de plusieurs dilatations dans un même ovariole. VATTIER (1964) a signalé le même phénomène chez *G. f. quanzensis*. Nous avons déjà expliqué ces exceptions dans l'exposé de nos travaux (p. 92).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

A l'occasion des nombreuses dissections que nous avons effectuées, des observations systématiques ont été faites sur chaque spécimen sauvage capturé ou chaque spécimen marqué et recapturé.

L'ensemble des résultats nous permet, maintenant, de juger de la validité des méthodes exposées sous la rubrique « rappel bibliographique ».

Nous reprendrons donc, dans les paragraphes suivants, les critères de l'âge pour confronter les estimations qu'ils permettent, quand cela a été possible, à l'âge chronologique, ultime échelle de référence.

TABLEAU IX

Pourcentage de femelles à ptilinum dévaginable, en fonction de leur âge physiologique, en saison des pluies et en saison sèche. Forêt classée du Kou, 1965.

Groupe d'âge physiologique	SAISON DES PLUIES		SAISON SÈCHE		Analyse de l'homogénéité entre saisons χ^2 ou test exact de Fisher 1 d.d.l.
	% et (nombre) à ptilinum dévaginable	Effectif total	% et (nombre) à ptilinum dévaginable	Effectif total	
Oa	97,9 (572)	584	99,1 (210)	212	1,119
Ob	81,7 (94)	115	62,5 (28)	38	1,147
Oc	57,4 (35)	61	62,5 (15)	24	0,187
I	25 (21)	83	8,5 (5)	59	6,528 *
II	10,8 (11)	102	15 (3)	20	0,296
III	3,5 (2)	57	4,5 (1)	22	2p = 0,029 *
IV	7 (6)	83	0 (0)	15	2p = 0,717
V	6,3 (7)	111	0 (0)	9	1p = 0,570
VI	5,0 (5)	101	0 (0)	16	2p = 0,945
VII	0 (0)	48	8 (1)	12	2p = 0,400

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

TABLEAU X

Pourcentage de mâles à ptilinum dévaginable, en fonction de leur âge (degré d'usure du bord postérieur des ailes), en saison des pluies et en saison sèche. Forêt classée du Kou, 1965.

Groupe d'âge	SAISON DES PLUIES		SAISON SÈCHE		Analyse de l'homogénéité entre saisons χ^2 (1 d.d.l.)
	% et (nombre) à ptilinum dévaginable	Effectif total	% et (nombre) à ptilinum dévaginable	Effectif total	
Ténéraux	100 *		100		
1	41,6 (641)	1 540	43,9 (654)	1 491	0,0003
2	18,8 (110)	585	20,7 (75)	362	0,522
3	16,7 (57)	342	11,5 (16)	139	2,041
4	9,9 (21)	212	12,5 (11)	88	0,439
5	17,5 (14)	80	16 (6)	37	0,029
6	5,0 (2)	40	18,5 (5)	27	2p = 0,164 (test exact)

* Les mâles ténéraux ont toujours un ptilinum dévaginable par définition.

1 — LES CRITERES DE L'ETAT TENERAL.

— La dévagination du ptilinum.

Nous ne présenterons que les résultats obtenus à partir de spécimens observés dans la forêt classée du Kou. Durant plusieurs mois de saison sèche et de saison des pluies, nous avons recherché, à l'aide de la technique décrite au chapitre II (p. 45), si le ptilinum des individus est dévaginable ; pour chaque individu, l'âge a été déterminé : pour les femelles, à l'aide de l'âge physiologique et pour les mâles, avec la seule méthode actuellement disponible : celle du degré d'usure du bord postérieur des ailes.

L'analyse (Tabl. IX et X) révèle qu'il y a homogénéité pour les deux sexes, entre la saison des pluies et la saison sèche (χ^2 de Pearson ou test exact de Fisher) ; nous considérons l'hétérogénéité de groupe I et III des femelles comme fortuite.

Le ptilinum, pour les deux sexes, demeure dévaginable dans une proportion de plus en plus faible lorsqu'augmente l'âge.

Le test de Olmstead ou de la corrélation des rangs de Kendall appliqués aux résultats de saison des pluies donnent des valeurs significatives qui prouvent l'existence de cette corrélation (Tabl. XI).

TABLEAU XI

Analyse de la variation du pourcentage de mâles et de femelles à ptilinum dévaginable en fonction de l'âge (Saison des pluies).

	Test de Olmstead	Corrélation des rangs de Kendall (t_{rij})
♀	Corrélation significative à	0,867 *
	P = 0,01	(valeur critique tabulaire pour
	(2 suites pour 10 couples)	10 couples : 0,4869)
♂	(Nombre de couples	0,838 *
	insuffisants)	(valeur critique tabulaire pour
		7 couples : 0,6214)

* significatif au seuil P = 0,05

Nous devons donc conclure que la dévagination du ptilinum n'est pas un critère utilisable pour séparer, chez *G. p. gambiensis*, les individus ténéraux des non ténéraux. Ce caractère est nécessaire mais non suffisant.

— Présence de méconium et état de l'appareil digestif.

Les quelques observations que nous avons décrites ailleurs dans ce chapitre (p. 75), nous montrent que le méconium n'est pas toujours facilement décelable mais que la translucidité de l'intestin postérieur et la vacuité de l'ampoule rectale, ainsi que la transparence des tubes de Malpighi, pourraient constituer des critères intéressants et permettraient peut-être de définir des groupes d'âge à l'intérieur des deux ou trois jours qui s'écoulent entre l'éclosion et la prise du premier repas de sang.

Il n'est pas impossible qu'une étude plus approfondie nous permette de déceler d'au-

tres caractères, soit morphologiques, soit physiologiques, pour élucider la biologie et le comportement durant les premières heures de la vie imaginale.

— Consistance du thorax.

Nous n'avons pas de données numériques relatives à ce critère, car il est, en effet, évident que s'il est facile de trier les ténéales très jeunes en constatant que le thorax, enfoncé à l'aide d'une aiguille, demeure dans cet état, il est moins aisé de classer les spécimens dont le tégument revient avec difficulté à sa position normale ; ce sont des cas intermédiaires.

— La couleur de l'abdomen.

Ce critère pourrait être utilisé mais en l'observant d'abord sur des spécimens marqués et lâchés.

L'étude des critères de l'état ténéral devrait se poursuivre dans le but non seulement de déterminer, à coup sûr, les spécimens entrant dans cette catégorie, mais aussi pour définir des sous-groupes d'âge. Une telle possibilité nous permettrait de mieux connaître le comportement des jeunes glossines et la validité de l'échantillonnage dans les études sur la dynamique des populations.

TABLEAU XII

Résultat, sur 44 femelles nullipares, de la diagnose entre ténéales et non ténéales (2 observateurs).

Diagnose	Observateur	Femelles	
		Ténéales	Nullipares non Ténéales
Fausse	A	1	0
	B	5	1
	AB	3	3
Exacte	AB	20	11
	TOTAL	29	15

A défaut de critères rigoureux, nous avons étudié l'exactitude de la diagnose, par deux observateurs, de l'état ténéral chez des femelles nullipares (Tabl. XII). Les quatre non ténéales qui ont été considérées comme ténéales étaient en réalité des cas limites.

2 — LE DEGRE D'USURE DU BORD POSTERIEUR DES AILES ET L'AGE CHRONOLOGIQUE DES MALES.

Durant la saison des pluies 1967, du mois de juillet au mois d'octobre, des mâles ont été marqués en utilisant la méthode de marquage individuel (p. 64-65) et ont été ensuite relâchés sur les lieux mêmes de la capture, dans la forêt classée du Kou. Des résultats que nous avons obtenus à la recapture nous avons extrait les mâles lâchés à l'état ténéral. A un jour près, nous pouvons connaître combien de temps s'est écoulé pour atteindre le degré d'usure observé. Il paraît évident (Tabl. XIII), sans analyse, que les

TABLEAU XIII

Relation entre l'âge chronologique et le degré d'usure du bord postérieur des ailes.
Mâles ténéraux capturés, marqués, lâchés et recapturés dans la forêt classée du Kou,
juillet-octobre 1967.

Age en jours	Nombre de mâles recapturés appartenant aux groupes d'âge de Jackson :					TOTAL
	I	II	III	IV	V-VI	
1						
2	72					115
3	43					
4	34	1				
5	17	3				111
6	26	3				
7	22	5				
8	38	10	1			
9	23	9				
10	20	4	1			
11	13	1	1			
12	12	4				
13	13	4	2			
14	17	9	1			
15	11	9	3			275
16	10	6	1			
17	3	4				
18	2	6	1			
19	2	4				
20	4	3	1			
21	3	2	3			
22	4	7	3			
23	8	5	1	1		
24	1	3	2			
25	1	1	3	1		46
26		2	1	1		
27	1	2	3	1		
28	3	1	3	1		
29	1	4	3		1	
30		3	5			27
31	2	4	3	1		
32		2	2			
33			2			
34		1	1			
35		1	2			18
36		1	2	1		
37		1	1	1		
38			1			
39						
40			2	1		
41			1	2		
42				2		14
43					1	
46				1		
49				1		
51				1		
66			1			
TOTAL	406	125	57	16	2	606

groupes de JACKSON se chevauchent sur une trop longue période pour constituer une méthode précise. Les mâles sortent à 100 % du groupe I vers le 31^e jour, du groupe II, le 37^e jour et du groupe III, vers le 41^e jour. On aurait pu procéder à une fusion des groupes I-II-III, et des groupes supérieurs IV-V-VI, mais on peut constater que 50 % des spécimens des groupes supérieurs appartiennent à une période de chevauchement sur les groupes inférieurs, de 14 jours (du 23^e au 38^e jour environ). Le degré de sécurité est vraiment trop faible.

Il n'est pas impossible que la diagnose des groupes d'âge de JACKSON puisse être améliorée ; il faudrait sans doute étudier, pour chaque espèce, l'allure des échancrures et ne retenir de ces dernières que celles qui ont une réelle signification eu égard à l'âge chronologique.

3 — L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE DES FEMELLES.

Nous avons déjà décrit dans ce chapitre la position relative des quatre ovarioles, leur ordre de développement par un à la fois et le processus de l'ovulation qui aboutit à la persistance d'un seul sac folliculaire.

Ces particularités anatomo-physiologiques nous permettent d'améliorer la méthode de détermination de l'âge physiologique de SAUNDERS (1960, 1962) en considérant huit groupes d'âge (CHALLIER, 1965).

Il résulte, du fait que l'œuf mûr déchire et entraîne le sac folliculaire précédent, une impossibilité de savoir, à partir du groupe IV, si l'œuf, en cours de maturation ou d'ovulation, est de chaque ovariole, le premier, le second, etc... Cependant, grâce à la position de l'ovariole il est possible de savoir si le dernier œuf pondu est le $(4 + 4_n)$ ième, $(5 + 4_n)$ ième, $(6 + 4_n)$ ième ou $(7 + 4_n)$ ième. En d'autres termes, après la quatrième ovulation nous retrouvons, à chaque cycle, le même aspect anatomique qu'au quatrième cycle précédent.

Dans l'espoir de pouvoir discriminer l'ordre des ovulations au-delà de la troisième, nous avons étudié le coefficient d'allométrie entre les deux plus gros oocytes (p. 83-88) en pensant qu'avec le temps ce dernier se modifierait. Il eût alors été possible, à l'aide du rapport entre les deux plus gros oocytes, de savoir à quelle série de groupes d'âge appartient le specimen observé. Malheureusement, la croissance des oocytes obéit à une loi dont la constance, au cours de la vie, est exprimée par l'égalité des coefficients (Tabl. V).

La diagnose de l'âge physiologique consiste donc à repérer la taille des oocytes et leur position. S'il est affecté à chaque ovariole un numéro d'ordre de taille décroissant de 1 à 4, de telle sorte que la position relative de ces numéros corresponde à celle des ovarioles, nous obtenons un nombre repère caractéristique de chaque groupe. En d'autres termes, le premier chiffre représente l'ovariole externe gauche, le deuxième l'ovariole interne gauche, le troisième l'ovariole interne droit et le quatrième l'ovariole externe droit.

En raison de l'ordre de développement des oocytes, nous avons quatre nombres repères possibles : 4213 (le plus grand oocyte étant dans l'ovariole interne droit), 3142, 2431 et 1324. L'étape suivante de la diagnose consiste à disséquer les ovarioles pour observer la présence ou l'absence de sac folliculaire en dessous du germarium ou des oocytes.

A l'aide du nombre repère et du nombre de sacs folliculaires, nous pouvons alors construire le tableau de détermination de l'âge physiologique (Tabl. XIV).

TABLEAU XIV

Tableau de détermination de l'âge physiologique (voir explication dans le texte).

Nombre repère	Nombre de sacs folliculaires	Groupe d'âge
4213	0	0 (Nullipares)
	4	(4 + 4n) ième
3142	1	1
	4	(5 + 4n) ième
2431	2	2
	4	(6 + 4n) ième
1324	3	3*
	4	(7 + 4n) ième

* Lorsqu'il se trouve un œuf mûr dans l'ovariole externe gauche il est difficile d'observer la présence d'un sac à l'extrémité du funicule.

TABLEAU XV

Répartition des femelles entre les groupes d'âge physiologique et les groupes de Jackson (degré d'usure du bord postérieur des ailes). Captures faites dans la forêt classée du Kou ; mai-octobre, novembre-avril 1965-1966.

Saison	Groupes		Méthode de l'âge physiologique									
	d'âge	Oa	Ob	Oc	I	II	III	IV	V	VI	VII	
des pluies	Méthode de Jackson	1	1329	225	212	195	142	39	18	21	12	3
		2	3	4	15	39	87	82	93	85	8	35
		3		1		2	13	13	60	59	65	40
		4					1	2	21	33	38	26
		5						1	9	10	7	11
		6							4	2	2	3
sèche	Méthode de Jackson	1	566	109	70	99	33	17	5	2	1	
		2		3	5	31	27	10	18	18	9	3
		3				4	6	4	16	11	14	8
		4				2	3	4	6	4	13	12
		5						1	2	2	5	5
		6										3

4 — COMPARAISON DE LA METHODE DE L'AGE PHYSIOLOGIQUE AVEC LA METHODE DE JACKSON.

Au cours de nos recherches effectuées en 1965-1966, toutes les femelles capturées ont été disséquées pour examiner leur état physiologique. Parmi les éléments obser-

vés, nous avons relevé l'âge physiologique et le degré d'usure du bord postérieur des ailes pour étudier la relation entre ces deux critères de l'âge. Les résultats ont été obtenus pour la saison des pluies et la saison sèche (Tabl. XV).

Il paraît évident que les groupes d'âge de JACKSON se chevauchent et s'étalent largement au-dessous des groupes d'âge physiologique. Nos résultats corroborent ceux de HARLEY (voir p. 109) pour *G. f. fuscipes* et *G. pallidipes*.

5 — VALIDITE DES METHODES PAR COMPARAISON AVEC L'AGE CHRONOLOGIQUE.

A partir de nombreux lâchers de glossines marquées et recapturées, du mois d'avril au mois d'octobre 1967, nous pouvons, en considérant seulement les femelles qui étaient ténérales au moment de leur marquage (un ou deux jours d'âge), établir la double comparaison entre l'âge chronologique et l'âge déterminé, d'une part, par la méthode de l'âge physiologique et d'autre part, par la méthode de JACKSON.

Nous disposons ainsi d'un critère irréprochable pour juger de la validité des méthodes.

Les groupes d'âge physiologique se répartissent entre strates chronologiques bien tranchées, alors que les groupes de JACKSON s'étalent sur de longues périodes comprenant plusieurs groupes d'âge physiologique (Tabl. XVI). L'existence d'une glossine d'âge II, au jour 15 et d'une glossine d'âge VI, au jour 49, ainsi que le mélange vers les groupes d'âge plus élevés, sont dûs au fait que la période d'observation a couvert plusieurs mois climatiquement différents.

Bien que les périodes d'observation ne soient pas tout à fait comparables pour les deux sexes, nous pouvons constater dans le tableau XVII, que les ailes des mâles s'éraillent plus rapidement que celles des femelles ; ces dernières, en effet, sont dans la nature beaucoup moins actives que leurs partenaires.

CONCLUSIONS.

Parmi toutes les méthodes de détermination de l'âge, celle de l'âge physiologique des femelles est la plus précise et permet, dans une étude de la dynamique des populations, de la longévité et de la physiologie, de fractionner les échantillons en groupes suffisamment nombreux et d'obtenir ainsi un aspect assez fidèle et précis des phénomènes.

Pour les mâles, nous ne disposons pas encore de méthode « physiologique » ; certaines analogies du fonctionnement des follicules testiculaires et des ovarioles nous suggèrent de rechercher une éventuelle périodicité de l'émission du sperme dont les traces resteraient inscrites dans l'aspect anatomique.

Afin de mieux connaître le comportement et la biologie des imagos nouvellement éclos, il sera, aussi, utile de trouver des critères permettant de définir des périodes de temps égales ou inférieures à un jour. L'état de l'appareil digestif et excréteur pourrait nous fournir des caractères précis.

TABLEAU XVI

Valeur comparée des méthodes de détermination de l'âge (groupes d'âge physiologique, groupes de Jackson) en référence à l'âge chronologique.
Forêt classée du Kou, avril-octobre 1967.

Age chrono- logique (jours)	Groupes d'âge de Jackson				
	G1	G2	G3	G4	G5-6
11	1 (I) *				
12	3 (I)				
15	1 (II)	1 (I)			
16	2 (I)				
19	1 (II)				
20	3 (II)				
21			1 (II)		
23		1 (II)			
24	1 (II)				
25	1 (III)				
27	1 (III)	2 (III)			
28		2 (III)			
30	2 (III)		1 (III)		
33		1 (IV)			
34		1 (IV) 1 (III)			
36	2 (IV)			1 (IV)	
39				1 (IV)	
49		1 (IV) 1 (V)	1 (IV)		
51			1 (V)		
53				1 (VI)	
57			1 (VI)		
58				1 (VI)	
60				1 (VI)	
67				1 (VII)	
68					1 (VIII)
77					1 (VIII)
97					1 (IX)

* Groupe d'âge physiologique.

TABLEAU XVII

Apparition des groupes de Jackson au cours de la vie des mâles
et des femelles marqués à l'état ténéral.

Groupes d'âge de Jackson	Périodes de la vie imaginaire à partir de l'éclosion	
	Mâles	Femelles
G1	1er-31ème jour	1er-36ème jour
G2	4ème-37ème	15ème-49ème
G3	8ème-41ème	21ème-57ème
G4	23ème-51ème	36ème-67ème
G5-6	29ème-66ème . . . ,	68ème-97ème

LES STADES PREIMAGINAUX

Après l'ovulation, l'œuf mûr entouré de son chorion, fécondé lors de son passage devant l'orifice commun des canaux des spermathèques, s'installe dans l'utérus où il éclôt pour donner une larve.

La larve qui mue deux fois, se nourrit aux dépens de sa mère en ingérant la sécrétion de la glande utérine. Parvenue au troisième stade, elle porte alors de gros lobes polypneustiques noirs (= stigmates), signe de sa maturité.

La larve du troisième stade est déposée par sa mère en un lieu ombragé où elle mène, durant une heure ou deux, une vie libre, puis s'enfonce dans le sol pour y subir la pupaison.

A l'intérieur du puparium a lieu, le jour suivant la larviposition, une troisième mue qui conduit au quatrième stade, puis, vers le quatrième jour, se forme la vraie puppe.

Enfin, pendant une durée plus ou moins longue selon la température, le stade pupal proprement dit se déroule jusqu'à l'éclosion de l'imago qui fait éclater le puparium à l'aide de son ptilinum.

La biologie des stades préimaginaux est donc caractérisée par trois phases très différentes : embryogénèse et développement larvaire durant lesquels la principale fonction est la nutrition sous la dépendance de la mère, une période de mobilité et de liberté consacrée à la recherche d'un lieu propice à l'enfouissement et enfin une longue vie nymphale.

La plus intéressante de ces phases, au point de vue écologique, est sans conteste la dernière ; la puppe, immobile, est exposée aux aléas de l'environnement : climat, parasites et prédateurs.

Nous envisagerons les aspects physiologiques abordés au cours d'observations faites au laboratoire, observations qui nous permettront de dégager les variations individuelles et sexuelles et aussi de comparer des produits d'élevage à des lots de pupes récoltés dans des gîtes naturels.

Avant d'exposer nos propres résultats nous présentons un bref rappel bibliographique.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

L'ensemble de l'écologie des stades préimaginaux a été revu par BUXTON (1955) dans son ouvrage de synthèse dans lequel il a consacré plusieurs pages au développement larvaire (pp. 331-340), à la structure et à la biologie de la larve (pp. 372-378) et à la puppe (pp. 379-389).

Au cours des quinze dernières années, des auteurs ont apporté une nouvelle contribution à la connaissance de la physiologie préimaginale.

Le cycle utérin a été décrit dans son ensemble (HOFFMANN, 1954). Le rôle du choriosthète et l'éclosion ont été précisés (BURSELL & JACKSON, 1957). PARKER (1956) a étudié, au laboratoire, les facteurs impliqués dans le choix, par la mère, du lieu de larviposition, tandis que FINLAYSON (1967) a recherché le rôle de l'humidité, de la lumière et des stimuli mécaniques dans le comportement de la larve et de la formation du puparium. Une expérience de ligature de la larve a été, aussi, réalisée (LANGLEY, 1967*d*).

Pour les pupes, une méthode de détermination de l'âge a été mise au point (BURSELL, 1959*a*) ; le mécanisme et le métabolisme respiratoires ont fait l'objet d'études approfondies (BURSELL, 1955 ; RAJAGOPAL & BURSELL, 1965) ainsi que le métabolisme des graisses et de l'eau

(BURSELL, 1958, 1960 *a*). Au laboratoire, les effets de la température, de l'humidité et de la lumière sur l'éclosion et la mortalité des pupes de *G. morsitans* ont été observés (DEAN *et al.*, 1968) tandis que la durée du stade pupal et le poids des pupes de *G. morsitans*, *G. pallidipes*, *G. fuscipes fuscipes* (*fuscipes* auct.) et *G. brevipalpis* ont été mesurés en corrélation avec la température (HARLEY, 1968). PHELPS et BURROWS (1969 *a*, 1969 *b*) ont recherché, pour *G. morsitans orientalis*, les températures léthales et la durée du stade en régime de température constante.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Le stade pupal a été l'unique objet de nos travaux en raison de son importance dans le cycle de développement des glossines et de sa place dans le milieu naturel.

Les sujets d'études présentés ici ont été choisis à des fins de comparaison entre des spécimens élevés dans des conditions du milieu artificiel définies et des spécimens récoltés dans les gîtes naturels, et pour dégager le rôle des facteurs individuels et sexuels sur des échantillons placés dans des conditions d'élevage identiques.

Nous envisagerons successivement :

- la durée du stade pupal,
- les heures d'éclosion,
- la taille, le poids à la larviposition, la perte de poids durant les 7 premiers jours de vie pupale et la perte de poids totale juste avant l'éclosion,
- les causes de la mortalité.

1 — DUREE DU STADE PUPAL.

Des pupes d'élevage, maintenues à l'insectarium du Centre Muraz à Bobo-Dioulasso, ont été placées individuellement dans de petits flacons avec l'orifice tourné vers le bas et posés sur un fond de tulle en matière plastique, tendu à 1 cm d'une couche de sable humide. Ce dispositif permet d'obtenir une humidité favorable à la survie d'une grande partie des pupes ; mais la mortalité élevée que nous avons observée nous permettra d'étudier, par la suite, la perte de poids limite que peut tolérer *G. p. gambiensis*.

La température n'a pas dépassé 27° C grâce à un climatiseur ; la température minimum a donc été variable et sous la dépendance de la température externe, tempérée par le volant thermique qu'offre la masse des murs de l'insectarium.

Dans les conditions qui viennent d'être définies, nous avons observé (Tabl. XVIII) :

1° — une différence significative entre la durée du stade pupal obtenue pour chacun des sexes ;

2° — cette différence varie en fonction des mois d'observation, d'une façon significative ;

3° — la différence entre les sexes paraît plus grande aux mois présentant les températures les plus basses.

Si nous nous référons au graphique de BUXTON (*op. cit.*, p. 382) qui montre la relation entre la température, la durée du stade pupal et la réciproque du temps, nous constatons que la moyenne des températures subies par nos pupes se situerait entre 24° et 25° C.

BUXTON (*loc. cit.*) note, en outre, que les résultats obtenus pour *G. palpalis palpalis* du Congo (GEIGY, 1948) ne sont pas en accord avec ceux des autres espèces,

Il nous semble que les températures obtenues ci-dessus, par extrapolation, sont plutôt trop basses ; mais nous devons signaler que MELLANBY (1936) a obtenu, à 24° C, pour *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.), une durée de 31,1 jours pour les femelles et 33,1 jours pour les mâles alors que, pour *G. austeni* élevée à 25,5° C, la durée moyenne des sexes est de 33 jours (JORDAN et CURTIS, 1968).

TABLEAU XVIII

Durée en jours du stade pupal, dans les conditions d'élevage partiellement contrôlées.

Paramètres statistiques		SAISON DES PLUIES (VI-VII-VIII)		FIN DE SAISON DES PLUIES DÉBUT DE SAISON SÈCHE (IX-X-XI)	
		♂	♀	♂	♀
Effectif		219	201	129	179
Moyenne		34,4	31,8	31,2	30,2
Variance		2,18	2,66	5,17	6,13
Comparaison des moyennes	Intra-saison	Ec. réd. = 3,6*		Ec. réd. = 16*	
	Inter-sexes				
	Inter-saisons	$s^2_d = 0,0743$		$s^2_d = 0,0232$	
	Inter-sexes ¹	Ec. réd. = 4,97			

¹ Variances et écart réduit de la différence entre saisons de la différence entre sexes pour chaque saison.

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

HARLEY (1968), à la suite de travaux sur la durée du stade pupal en fonction de la température, chez quatre espèces orientales, a repris le graphique de BUXTON (*loc. cit.*) en l'appliquant à chacune des espèces. Il semble que nos résultats permettraient de placer la droite de *G. p. gambiensis* entre celle de *G. fuscipes fuscipes* et celle de *G. brevipalpis*.

Nous pensons qu'il est difficile de comparer les conditions d'élevage fixées par les divers auteurs. Il faudrait sans doute une plus grande précision dans la mesure des températures ; ce problème pourrait impliquer une intégration des températures subies durant toute la vie de chaque pupe.

Les différences entre sexes sont de l'ordre de 1 à 2,6° C. BUXTON (*op. cit.* p. 383) signale une différence variant de 1,0 à 2,2° C « qui dépend de l'espèce et de la température ». PINHAO (1969) a trouvé que chez *G. morsitans*, les courbes de la vitesse de développement des deux sexes ne sont pas parallèles ; les mâles sont plus sensibles aux plus basses températures et les femelles aux plus hautes.

2 — HEURES D'ECLOSION.

Au cours de l'expérience décrite au paragraphe précédent, nous avons enregistré, du mois de mai au mois de décembre, les éclosions en considérant les périodes suivantes : matin (de 7 h à midi), après-midi (de midi à 17 h) soir et nuit (de 17 h au lendemain 8 h) (Tabl. XIX).

Dans le cas des deux sexes, le pourcentage des mouches écloses le soir et la nuit augmente de mai à décembre.

TABLEAU XIX

Heures d'éclosion des pupes dans un insectarium à température ne dépassant pas 27°C (nombre et pourcentage).

Mois d'éclosion	PUPES MÂLES			PUPES FEMELLES			Température *	
	Matin	Après-midi	Soir-nuit	Matin	Après-midi	Soir-nuit	moy.	minin.
Mai	n 2 % 100			1 100			28,7	22,8
Juin	n 1 % 13	5 62	2 25	2 18	8 73	1 9	26,8	21,5
Juillet	n 8 % 34,8	6 26,1	9 39,1	1 5,0	7 35,0	12 60,0	25,5	20,8
Août	n 1 % 2,5	8 19,5	32 78,0	0 0	15 48,4	16 51,6	24,9	20,7
Septembre	n 1 % 0,7	59 46,5	67 52,8	0 0	69 55,2	56 44,8	25,3	20,5
Octobre	n 0 % 0	12 12,4	85 87,6	5 4,1	21 16,9	98 79,0	26,9	20,9
Novembre	n 0 % 0	1 2,2	45 97,8	0 0	0 0	35 100	26,9	19,7
Décembre	n 0 % 0	0 0	10 100	0 0	0 0	8 100	25,1	17,1
** de sept. à janv.	n 0 % 0	6 9,6	57 90,4	1 1,4	3 4,2	68 94,4		

* Température moyenne et minimum moyen mensuel à Bobo-Dioulasso (A.S.E.C.N.A., 1966).

** Lots de pupes de la génération suivant la précédente.

La corrélation des rangs de KENDALL entre mâles et femelles, calculée pour la période du soir et celle de l'après-midi, est significative (respectivement :

$\tau = 0,7619$ pour 7 couples et une valeur critique tabulaire de 0,62145
et $\tau = 0,86666$ pour 6 couples et une valeur critique tabulaire de 0,69553) ⁽²⁴⁾.

La variation des pourcentages durant les mois d'observation est donc identique pour les deux sexes. La proportion qui éclôt le soir diffère entre sexes, significativement, pour le mois d'août seulement ($\chi^2 = 6,989$, pour 1 d. d. l.).

Le facteur de la variation de l'heure d'éclosion semble être la variation nycthémérale de la température. La température limite supérieure ayant été fixée à 27° C, les pupes en expérience étaient donc soumises aux variations entre 27° C et la température minimum. Nous avons porté dans le tableau XIX la température moyenne et la température minimum pour chaque mois ; ces moyennes enregistrées à Bobo-Dioulasso (A. S. E. C. N. A., 1966) ont été calculées sur plusieurs années. Le pourcentage de pupes qui éclosent après 17 heures, augmente en raison inverse de la température minimum. (Coefficient de corrélation des rangs de KENDALL calculé pour 8 couples, avec une valeur critique tabulaire de 0,56586 :

pour les femelles : $\tau = 0,985$
pour les mâles : $\tau = 0,678$).

(24) Le nombre des couples correspond, pour la période « soir-nuit », aux pourcentages de 7 mois (juin-décembre) et, pour celle de l'après-midi, aux pourcentages de 6 mois (juin-novembre).

L'éclosion, le matin au mois de mai, est liée aux moyennes et minimums élevés ; en juin et juillet, l'éclosion se répartit sur toutes les périodes. En août, septembre et octobre, la quasi totalité des pupes éclôt l'après-midi et le soir, mais surtout le soir en octobre ; les variations nycthémerales de la température sont alors de plus faible amplitude. Enfin en novembre et décembre, l'éclosion n'a lieu qu'après 17 heures ; en décembre, on observe une basse température moyenne et une très grande variation nycthémerale.

BUXTON (*op. cit.*, p. 394) signale que l'éclosion chez *G. morsitans*, *G. swynnertoni* et *G. palpalis* a lieu, au laboratoire, entre midi et le début de la soirée, alors que les espèces du groupe *fusca*, *G. austeni* et *G. pallidipes* éclosent plus tard (JACKSON, 1949).

D'après BURSELL (1960 a), dans des conditions de températures constantes, *G. morsitans* éclôt à toutes heures.

DEAN *et al.* (1968) ont observé, chez la même espèce, une période de pointe entre 14 h et 17 h 30 que la lumière et l'irradiation aux rayons gamma n'affectent pas.

Dans l'élevage d'AZEVEDO *et al.* (1958), 1 080 (sur 3 009) *G. morsitans* ont éclos la nuit, alors que la lumière fluorescente fonctionnait de 6 h à 18 h.

De l'ensemble des observations, il est difficile de tirer une conclusion définitive.

Nos observations semblent montrer qu'il existe un rythme d'éclosion lié aux variations nycthémerales de la température. L'imago *in pupa*, à l'instar de l'imago éclos, doit présenter une phase d'activité et une phase de repos. Le déclenchement de l'activité est sans doute lié à l'accélération du métabolisme, elle-même sous la dépendance de la température. Il n'est donc pas étonnant que des pupes soumises à des variations nycthémerales de températures présentent un rythme d'éclosion.

Dans nos expériences, la proportion qui éclôt le soir est d'autant plus élevée que la température minimum est plus basse.

Il faudrait donc reprendre de nouvelles expériences dans lesquelles on ferait varier la température par périodes de 12 heures : journée froide, nuit chaude, par exemple. Nos résultats ne concordent avec ceux de DEAN *et al.* (1968), dans le cas de *G. morsitans*, que pour les mois de mai et de septembre.

Nous verrons, dans le chapitre IV, à quelles périodes a lieu l'éclosion dans la nature ; les pupes, dans leurs gîtes naturels, sont protégées par une couche de terre, d'humus ou de sable.

3 — LA TAILLE DES PUPES.

La taille des pupes n'a pas attiré l'attention des auteurs, aussi BUXTON (*op. cit.*, p. 380) a-t-il dit à ce sujet : « ... le poids est si variable qu'il pourrait y avoir un effet significatif sur les mesures linéaires ; ce point, cependant, n'a pas encore été étudié ».

Afin de comparer la taille des pupes élevées au laboratoire à celle de pupes récoltées sur le terrain, nous avons mesuré leur longueur totale, y compris les lobes polypneustiques ; le plus grand diamètre est considéré comme « largeur ». Les pupes sauvages provenaient de deux lots différents. Les mesures ont été prises à la chambre claire, avec un agrandissement de 21 (1 mm objet = 21 mm image).

Les dimensions et les paramètres statistiques ont été convertis du système provisoire au système initial (objet en mm) (Tabl. XX).

Chez les pupes d'élevage, il n'existe pas de différence significative entre les sexes,

pour la longueur, alors que la largeur diffère. Le volume d'une pupe femelle est donc plus grand que celui d'une pupe mâle.

TABLEAU XX

Taille des pupes mâles et femelles provenant d'un lot d'élevage et de deux lots récoltés sur le terrain.

LOTS DE :	PUPES D'ÉLEVAGE				PUPES SAUVAGES			
	Mâles		Femelles		Mâles		Femelles	
Sexe :								
Effectif :	59		65		31		23	
	min.	maxi.	min.	maxi.	min.	maxi.	min.	maxi.
Longueur ⁽¹⁾	m		m		m		m	
(mm)	4,90-5,36-6,09		4,86-5,37-6,00		4,95-5,51-5,95		5,30-5,60-5,90	
Variance	0,0541		0,0481		0,0528		0,0199	
Largeur	2,52-2,83-3,28		2,43-2,89-3,19		2,60-2,94-3,20		2,85-3,06-3,30	
(mm)								
Variance	0,0281		0,0241		0,0196		0,0129	
Comparaison des Variations (entre sexes)	Longueur :		F = 1,12		Longueur :		F = 2,65 *	
	Largeur :		F = 1,15		Largeur :		F = 1,52	
Comparaison des moyennes (entre sexes)	Ecart réduit		t de Student					
	Longueur : 0,212		Longueur : 1,780 (t modifié de Cochran : 2,052) pour P = 0,05					
	Largeur : 2,013 *		Largeur : 5,600 *					

* Significatif au seuil P = 0,05.

(1) Les dimensions ont été mesurées dans un système provisoire d'unité conventionnelle (1 mm objet = 21 mm image, à la loupe binoculaire). Les résultats exposés dans le tableau ont été transformés en unité du système définitif (métrique). La variance s^2 étant un paramètre du 2^e degré nous avons la relation $s^2 = \frac{s'^2}{(21)^2}$ entre s'^2 la variance du système provisoire et s^2 , celle du système définitif.

Chez les pupes sauvages, la longueur des pupes mâles a une variance différente de celle des femelles et la largeur diffère aussi significativement.

Afin de comparer le volume des pupes sauvages à celui des pupes d'élevage, nous avons calculé les pourcentages de pupes de chaque sexe ayant un volume supérieur au volume moyen des pupes sauvages et un volume inférieur au volume moyen des pupes d'élevage (Tabl. XXI). La différence entre lots est surtout sensible chez les femelles ; si nous considérons comme « très petite taille » toute taille inférieure à la moyenne des pupes d'élevage, nous voyons qu'aucune pupe femelle sauvage ne se trouve dans cette catégorie, alors que 23 % des pupes femelles d'élevage s'y trouvent.

TABLEAU XXI

Pourcentages de pupes de chaque sexe ayant un volume supérieur au volume moyen des pupes sauvages (A) et un volume inférieur au volume moyen des pupes d'élevage (B).

Lot de pupes	A		B	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Sauvages	38,7	39,9	19,3	0
D'élevage	15,2	10,7	35,5	23,0

L'étude du rapport de la longueur à la largeur (Tabl. XXII) est possible, car les nuages des points ayant pour coordonnées la longueur et la largeur passent par l'origine.

TABLEAU XXII

Rapport de la longueur (L) sur la largeur (l) de pupes d'élevage et de pupes sauvages ayant donné des femelles (♀), des mâles (♂) ou n'ayant pas éclos (?)

Rapport L/l	Pupes d'élevage ayant donné			Pupes sauvages ayant donné				
	♀	♂	?	♀	♂	?		
1,600...		1						
1,700-1719			1			1		
39	1	1						
59	3	1	3	2	1			
79	5	4	4	3	2	4		
99	6	3	1	3	0	3		
1,800-1819	6	2	2	3	1	2		
39	8	3	4	2	1	2		
59	12	3	5	3	7	3		
79	3	8	4	3	5	0		
99	2	6	5	2	6	1		
1,900-1919	2	4	4	1	4	1		
39	6	4	7		3	1		
59	1	4	1					
79	2	1	5		1	1		
99	1	2	2	1				
2,000-2019	6	3	3					
39		2						
59		5	1					
79		1						
99			2					
2,100-2119		1	1					
39	1							
TOTAL	65	59	55	23	31	19		
		Diffé- rence obser- vée	Valeur critique au seuil		Diffé- rence obser- vée	Valeur critique au seuil		
Analyse par le test de Kolmogorov	♀ / ♂	0,3257	1 % : 0,3561	NS	♀ / ♂	0,4039	1 % : 0,4482	NS
			2,5 % : 0,3233	S			2,5 % : 0,4070	NS
			5 % : 0,2445	S			5 % : 0,3740	S
Smirnov pour 2 échantillons	♀ / ?	0,2672	1 % : 0,3606	NS	♀ / ?	0,0939	1 % :	NS
			2,5 % : 0,3274	NS			2,5 % : 0,4588	NS
			5 % : 0,2492	S			5 % : 0,4216	NS
	♂ / ?	0,0798	1 % : 0,3720	NS	♂ / ?	0,4702	1 % : 0,4747	NS
2,5 % : 0,3377			NS	2,5 % : 0,4310			S	
5 % : 0,2545			NS	5 % : 0,3960			S	

NS : non significatif
S : significatif

au seuil indiqué.

Les échantillons mâles et femelles diffèrent significativement pour le lot sauvage et le lot d'élevage, ce qui confirme que les femelles sont plus « trapues » que les mâles.

La comparaison des lots mâles et des lots femelles aux lots des non écloses montre que, chez les pupes d'élevage, les non écloses seraient plutôt des mâles alors que dans le lot des sauvages ce seraient plutôt des femelles. Nous pensons pouvoir expliquer cette différence par un biais de l'échantillonnage des lots de pupes sauvages. En effet, les femelles éclosent environ deux jours plus tôt que les mâles ; lorsque nous prélevons un échantillon sur le terrain, une partie des femelles a éclos et n'a pas été récoltée, mais les mortes demeurent dans l'échantillon, d'où un déficit de pupes à éclore par rapport à celles qui n'éclosent pas et sont récoltées.

Que dans les élevages plus de mâles que de femelles n'éclosent pas n'est pas étonnant, car les mâles, trop petits, sont en plus grande proportion que les femelles or, les petites pupes ont proportionnellement moins de réserves que les grosses ; les mâles ont donc tendance à éclore en moins grand nombre que les femelles.

Il nous est difficile de comparer la taille de *G. palpalis gambiensis* à celle des autres espèces puisqu'il nous manque des données. Cependant SWYNNERTON (1936) a rapporté dans une clé des pupes que, pour *G. fuscipes fuscipes* (*G. palpalis* auct.), la longueur est de 5,5 à 6,1 mm et la largeur de 3,2 à 3,8 mm.

4 — LE POIDS DES PUPES A LA LARVIPOSITION.

Les pupes mesurées et dont l'étude des dimensions a fait l'objet du paragraphe 3, ont été pesées le jour de la larviposition. Nous comparons les poids moyens des mâles ($n = 57$) et des femelles ($n = 64$) par le test de Wilcoxon, indépendant de la distribution mère.

L'écart réduit a une valeur supérieure au seuil $P = 0,05$ ($2,6 > 1,96$). Les poids moyens diffèrent donc significativement :

Poids moyen des pupes mâles : 22,77 mg.

Poids moyen des pupes femelles : 24,63 mg.

MELLANBY K. (1936) a trouvé, pour *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.) élevée au laboratoire, un poids moyen pour les deux sexes, de 27,6 mg, alors qu'HARLEY (1968) donne des poids compris entre 23,9 et 25,8 mg. Le premier auteur a calculé à partir des poids secs, le poids moyen des pupes sauvages : 34,5 mg. MELLANBY H. (1937) donne un poids moyen inférieur : 26,9 mg.

Si nous comparons les volumes des pupes que nous avons observées, nous devons conclure, comme d'autres auteurs (BUXTON et LEWIS, 1934 ; MELLANBY H., 1937 ; MELLANBY K., 1936 ; SWYNNERTON, 1936, p. 178), que les pupes obtenues au laboratoire sont plus petites et plus légères que celles récoltées dans les gîtes naturels.

BUXTON (1936) a ajouté, à propos de cette comparaison entre produits d'élevage et produits sauvages, que chez *G. tachinoides*, l'écart entre les poids extrêmes est surprenant et que, jugées par la taille, les pupes sauvages de *G. tachinoides* et *G. m. submoritans* sont plus uniformes que celles produites en captivité et « il semble qu'il y ait peu de différence entre la taille moyenne, car les pupes captives peuvent être soit plus grandes, soit plus petites que les sauvages ». Nos observations corroborent celles de BUXTON.

Le même auteur n'a, en outre, pas trouvé de différence de poids entre les sexes mais pense qu'il existe peut-être une différence significative masquée, dans les élevages, par la grande variation du poids. Nos observations montrent que les présomptions de l'auteur étaient fondées.

Nous n'avons pas entrepris d'expérience sur la variation du poids des pupes à l'éclosion en fonction de la température. HARLEY (1968) a observé, chez quatre espèces orientales, une variation sensible. Dans le cas de *G. fuscipes fuscipes*, il a noté un poids de 23,9 mg pour des femelles élevées à 26° C et 26,5 mg à 22° C.

5 — MORTALITE, PERTE DE POIDS DURANT LES 7 PREMIERS JOURS ET PERTE DE POIDS TOTALE EN FIN DE STADE PUPAL.

Les pupes qui ont été pesées le premier jour suivant la larviposition, ont été pesées de nouveau entre le 5^e et le 7^e jour, puis quelques jours avant leur éclosion. Nous savons, en effet, que jusqu'au cinquième jour, la pupe proprement dite n'est pas encore formée et que la larve du 4^e stade, dans le puparium, perd beaucoup d'eau. Après le cinquième jour et jusqu'à la larviposition, les pertes sont minimales ; une grande partie de la mortalité a lieu avant la larviposition lorsque la peau pupale sèche et que sa perméabilité s'accroît (BURSELL, 1958).

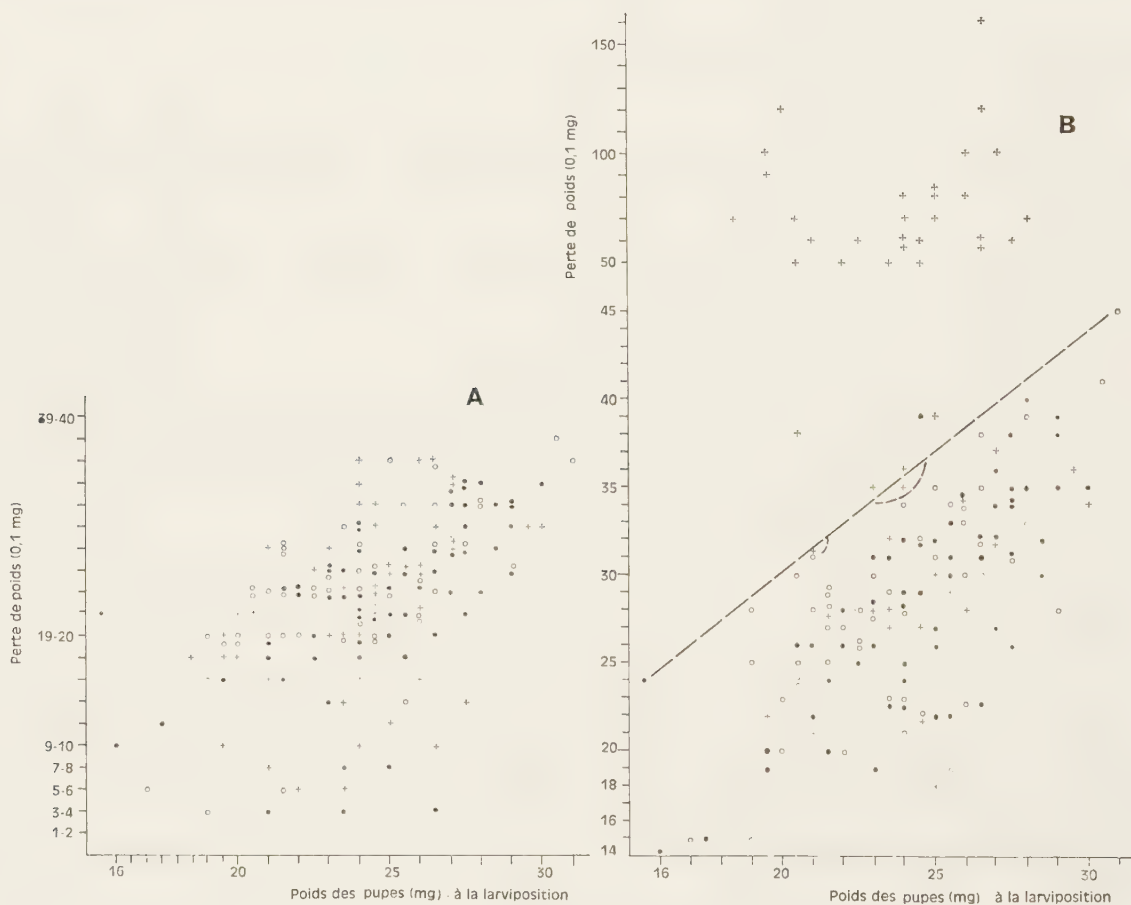


Fig. 28. — Perte de poids des pupes en fonction de leur poids à la larviposition.

A : durant les 7 premiers jours de la vie pupale ; B : durant toute la vie pupale. (Cercles : mâles ; points : femelles ; croix : pupes non écloses, mortes ; droite en tirets : limite de la perte de poids tolérée).

Nous avons observé (fig. 28, A) pour les 7 premiers jours de vie pupale une perte de poids située entre 0,1 et 3,8 mg. Les nuages de points ayant pour coordonnées le poids à la larviposition et la perte de poids se trouvent, pour les pupes mâles, les femelles et les non écloses, confondus. A ce stade, il n'est pas possible de distinguer des pupes mortes.

Il est possible, au contraire, quelques jours avant la larviposition, de distinguer une partie des pupes mortes (fig. 28, B). On observe deux populations nettement séparées par une droite dont l'équation est approximativement $y = 0,135x + 0,315$, dans laquelle Y est la perte totale de poids en mg et X le poids à la larviposition en mg. Cette droite représente la perte limite de poids que peut tolérer, en élevage, *G. palpalis gambiensis*. Si nous calculons en pourcentage du poids initial, nous pouvons évaluer la limite de tolérance à 15 %. BURSELL (1958) a donné, pour *G. morsitans*, le pourcentage de 29 %.

65,4 % (n = 52) des pupes non écloses sont mortes avec une perte excessive de poids.

La seconde population, située en-dessous de la droite limite, groupe 57 femelles, 50 mâles et 18 non écloses. Les nuages de ces trois catégories sont nettement confondus. Les non écloses de cette population n'ont donc pas perdu plus de poids que les autres.

Le pourcentage moyen de perte de poids total des spécimens situés au-dessous de la limite de tolérance est 12,4 % du poids initial du mâle et 11,8 % de celui de la femelle.

Chez *G. austeni*, les valeurs observées par NASH et KERNAGHAN (1965 a) sont identiques : 12,4 % pour les mâles et 11,7 % pour les femelles. Pour *G. swynnertoni* maintenue à 90 % d'humidité relative, WILLETT (1953) donne 12,1 % pour les mâles et 10,8 % pour les femelles (rapportés par NASH et KERNAGHAN (1965 a) — WILLETT (1953) a, en effet, publié le pourcentage moyen : 11,29 %).

De ces observations, il apparaît que la perte de poids, due surtout à une perte d'eau, n'est peut-être pas la seule cause de la mortalité des pupes et pourrait en être aussi un effet. Nos présomptions se fondent sur les faits suivants :

1° — Les pupes non écloses n'ont pas perdu plus de poids que les écloses durant les 7 premiers jours de vie pupale, or la perte maximum d'eau a lieu durant cette période.

2° — L'existence de deux catégories de pupes non écloses : l'une présentant une perte excessive de poids et l'autre une perte égale à celle des pupes écloses.

3° — Des pupes élevées à la station de la forêt classée du Kou ont présenté un taux d'éclosion voisin de 100 % (96 pupes écloses sur 97) ⁽²⁵⁾ ; les conditions d'élevage avaient été nettement améliorées en laissant les pupes traverser la paroi de la cage et choisir leur lieu de pupaison dans une couche de sable sec maintenue au-dessus de sable humide.

Il semble donc que les pupes placées dans de bonnes conditions, sans manipulation, ne meurent pratiquement pas avant l'éclosion. Mais nous devons ajouter qu'une forte proportion de mouches ténérales meurent sans prendre leur premier repas. Cela est dû au fait que, placées dans de bonnes conditions, certaines pupes survivraient jusqu'à l'éclosion mais, par la suite, l'imago n'aurait pas assez de réserves pour être viable et

(25) JACK (1939) a signalé une mortalité inexpliquée de 10 à 20 % chez *G. morsitans*. Il semble que ces forts pourcentages soient dus, en fait, à des conditions physiques inadéquates ou à la faible vitalité des souches.

avoir la force de se nourrir. Les spécimens non éclos qui présentent une perte d'eau normale mourraient donc juste avant l'éclosion. Ils correspondraient aux ténéales qui meurent quelques jours après l'éclosion lorsque les pupes, placées dans de bonnes conditions, arrivent à survivre et à éclore.

Nous savons, en effet, que les pupes d'élevage sont pourvues d'une plus faible proportion de graisse que les pupes sauvages : respectivement 16,6 % et 22,4 % du « poids sec » chez *G. fuscipes fuscipes* (MELLANBY K., *op. cit.*).

6 — POIDS DES PUPES SAUVAGES A LA LARVIPOSITION.

En raison de la différence de poids spécifique entre pupes sauvages et pupes d'élevage, il ne nous est pas possible de calculer, par la mesure de la longueur ou de la largeur, le poids moyen des pupes sauvages. Cependant nous pouvons raisonnablement estimer ce poids aux environs de 30 mg, si nous comparons la taille des pupes de *G. fuscipes* donnée par SWYNNERTON (1936) et le poids moyen donné par MELLANBY (voir avant) à ceux que nous avons observés pour *G. palpalis gambiensis*.

Conclusions.

Les stades préimaginaux de *G. palpalis gambiensis* se comportent en général comme ceux des autres espèces ; néanmoins les conditions d'expériences que nous avons choisies nous ont permis d'ajouter aux observations faites antérieurement quelques données nouvelles.

— Les pupes femelles et les pupes mâles présentent des durées du stade pupal dont la différence varie en fonction de la température.

— En élevage, le rythme d'éclosion est sans doute lié aux températures minimums et aux écarts de températures. De basses températures ont tendance à retarder l'éclosion en fin de journée.

— Le volume et le poids des pupes mâles d'élevage diffèrent de ceux des femelles et sont moindres que ceux des pupes récoltées dans les gîtes naturels.

Les pupes d'élevage, plus petites que les pupes sauvages, possèdent aussi, proportionnellement, moins de réserves de graisse. C'est sans doute à cause de ces deux caractéristiques que les élevages que nous avons tentés jusqu'à maintenant ont échoué. Une trop forte proportion de petites pupes donne une mortalité précoce importante ; aussi, les femelles ont une survie trop courte pour déposer une larve. La colonie ne peut s'entretenir sans injections périodiques d'éléments sauvages.

Nous pensons que ce problème pourrait être résolu par deux artifices :

1° — Sélection des pupes par la taille.

2° — Utilisation d'un stimulus qui inciterait les mouches ténéales à se mieux nourrir. Au début de ce chapitre, une expérience a été décrite, au cours de laquelle les mâles ténéaux se sont nourris en bien plus grande proportion lorsqu'on les a placés sous le ventre d'une chèvre que lorsqu'ils étaient sur ses flancs. De nouvelles expériences portant sur un plus grand nombre de mouches seraient utiles pour confirmer ce fait et comparer le comportement de lots de ténéales d'élevage à des lots de ténéales sauvages.

CONCLUSION DU CHAPITRE III

Dans ce troisième chapitre ont été étudiés les aspects physiologiques impliqués dans une étude écologique. La validité des critères de certains états physiologiques utilisés pour d'autres espèces de glossines a été jugée en vue de leur application à *G. palpalis gambiensis*.

Des méthodes diverses ont été améliorées, tandis que des observations ou expériences préliminaires, qu'il serait intéressant de développer, nous laissent prévoir qu'une plus grande précision pourrait être atteinte, en particulier dans le cas des diagnostics de certains états physiologiques.

A la suite de l'exposé des résultats obtenus, il serait bon, avant d'aborder le chapitre IV, de faire un rapide bilan des éléments de la physiologie dont on présume le rôle important dans l'étude écologique.

1 — NUTRITION ET METABOLISME.

a) ELÉMENTS AYANT UNE PORTÉE ÉCOLOGIQUE.

— En élevage, les ténéales se nourrissent plus facilement que les spécimens « intermédiaires » ou « affamés » et ces deux dernières catégories ont une même tendance à prendre un nouveau repas. Il faudra donc prévoir que dans la nature il sera difficile de mettre en évidence un rythme des repas et que les individus sont susceptibles de rechercher un hôte dès qu'ils se trouvent au stade « intermédiaire ».

— L'état ténéral ne dure que deux jours en moyenne, jusqu'à ce que la glossine ait pris son premier repas. Il serait d'un grand intérêt de pouvoir déterminer le nombre de jours ou peut-être d'heures écoulées entre l'éclosion et la capture. Des observations préliminaires nous engagent à rechercher une nouvelle méthode impliquant l'état de l'appareil digestif dans les heures qui suivent l'éclosion.

b) ÉLÉMENT INTÉRESSANT L'AMÉLIORATION DES ÉLEVAGES.

— Les expériences sur les facteurs impliqués dans la prise des repas de sang nous montrent que les ténéales, difficiles à nourrir, pourraient être stimulées en choisissant des conditions particulières (lieu de piqure par exemple).

2 — REPRODUCTION.

Les sujets abordés sous ce titre intéressent surtout la dynamique des populations car il s'agit des facteurs importants de fécondité et de longévité. L'étude du déroulement du cycle ovaro-utérin nous permet de dégager des :

a) ÉLÉMENTS IMPORTANTS POUR L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE.

— L'ensemble des observations sur l'anatomie et le fonctionnement des ovaires nous apporte une meilleure compréhension du fonctionnement des organes et nous a permis d'améliorer la méthode de détermination de l'âge physiologique (voir plus loin).

— La moindre taille du premier œuf ovulé par une femelle et celle de la pupa qui en provient pourrait avoir une incidence sur la dynamique des populations. En effet, en saison sèche, lorsque la taille des glossines est la plus petite et que la longévité est moindre, les femelles déposent un nombre de larves inférieur à celui déposé en saison plus favorable ; les pupes de primipares sont donc en plus grande proportion et, partant, la proportion des pupes de petite taille est augmentée. Or, nous savons que les petites pupes possèdent proportionnellement moins de réserves que les plus grosses. Il y aura donc un abaissement de la vitalité.

b) ELÉMENTS JOUANT UN RÔLE SECONDAIRE.

— Le taux d'insémination augmente avec l'âge chez les nullipares, pour demeurer à un niveau quasi constant chez les pares. Dans la nature, toutes les femelles sont inséminées avant la première ovulation. Il demeure assez de sperme pour féconder tous les œufs produits durant la vie. Le défaut de fécondation doit être considéré comme nul et sans incidence sur la dynamique des populations.

— Les anomalies de la reproduction sont surtout liées, en élevage, à un défaut ou à une insuffisance d'insémination ; plus variées, mais très rares chez les spécimens sauvages, elles seraient des effets de stress. Il ne semble pas qu'elles jouent un rôle important dans la dynamique des populations, mais il n'est pas impossible que la fréquence des avortements constitue un facteur non négligeable ; nous n'avons, pour l'instant, aucun moyen de reconnaître une femelle qui a avorté, sauf peut-être si l'avortement a eu lieu juste avant l'éclosion ; l'œuf en cours de développement, après l'avortement, ne serait alors pas mûr et l'utérus demeurerait vide.

c) ELÉMENTS INUTILISABLES DANS LES DIAGNOSES.

— Le mode d'ovulation des glossines ne nous permet pas d'évaluer le nombre exact de larves qui ont été déposées, car, dans chaque ovariole, la dernière relique folliculaire est détruite et chassée lors de l'ovulation de l'œuf suivant. On peut donc déterminer l'âge avec exactitude pour les groupes 0, I, II et III ; ensuite, les groupes supérieurs sont connus à 4 n près, représentant le nombre d'œufs ovulés dans l'ovariole le plus développé.

— La relation d'allométrie entre la longueur des deux plus grands oocytes de chaque ovaire demeure constante pour tous les groupes d'âge. Il n'est donc pas possible de l'utiliser pour discriminer les valeurs de n dans l'expression des groupes d'âge : $(IV + 4n)$, $(V + 4n)$, $(VI + 4n)$ et $(VII + 4n)$.

3 — LA DÉTERMINATION DE L'ÂGE CHEZ L'IMAGO.

a) MÉTHODES À RETENIR.

— La façon la plus sûre de juger la valeur d'une méthode de détermination de l'âge est de confronter, chez des spécimens ténéraires marqués individuellement, relâchés et recapturés, l'estimation obtenue à l'âge chronologique réel.

Parmi les méthodes à notre disposition celle de l'âge physiologique des femelles s'est révélée être la plus précise et la plus fidèle. Ainsi, huit groupes d'âge peuvent être définis ; ils correspondent à partir du groupe I, à des périodes interlarvaires de 9 à 11 jours, selon la saison.

— Pour reconnaître sans dissection une glossine mâle ou une femelle ténérale, le seul critère valable, pour l'instant, est la consistance molle du thorax et l'aspect de l'abdomen (pigmentation plus claire, abdomen trapézoïdal de la femelle, face ventrale blanche avec jabot rempli d'une bulle de gaz).

b) MÉTHODES A REJETER.

— L'évaluation de l'âge par le nombre des éraillures du bord postérieur des ailes s'est révélée inadéquate, tant pour les mâles que pour les femelles. Cependant, dans le cas des mâles, à défaut d'une autre méthode, nous étudierons, malgré tout, les liaisons possibles entre les degrés d'usure des ailes et d'autres phénomènes biologiques, car l'usure des ailes pourrait traduire l'intensité de l'activité.

— La dévagination du ptilinum est un mauvais critère de l'état ténéral. Le ptilinum d'une proportion non négligeable des vieilles glossines mâles et femelles peut encore saillir lorsqu'on comprime la capsule céphalique. Ce caractère est nécessaire mais pas suffisant.

c) MÉTHODES A RECHERCHER.

— Pour améliorer encore la détermination de l'âge physiologique des femelles il faudrait trouver un caractère qui se modifie avec l'âge de telle façon qu'on puisse, sans hésitation, classer le groupe d'âge en lui affectant un nombre « n » indubitable.

La largeur de l'oviducte impair pourrait être un caractère intéressant ; la paroi de l'oviducte s'élargit au moment du passage de l'œuf, mais il se pourrait qu'à chaque ovulation elle ne reprenne pas exactement le diamètre antérieur ; ainsi, entre des ovulations séparées les unes des autres par 3 ovulations (par exemple IV et VIII), il pourrait exister une différence significative du diamètre de l'oviducte.

— D'après ce que nous savons de l'anatomie et de la physiologie de l'appareil génital mâle, il semblerait que le nombre définitif dès l'éclosion, des spermatozoïdes, décroît par émission rythmique de sperme ; le mâle serait efficace de façon cyclique ; il arrive à épuiser son stock de sperme. Comme les testicules ne comprennent qu'un follicule, il serait aisé de compter les travées de spermatocystes non éclatés. Il y aurait donc, à ce moment-là, analogie entre l'émission de spermatozoïdes et l'ovulation chez les femelles.

4 — STADES PREIMAGINAUX.

— L'étude de la taille et du poids des pupes nous indique que pupes mâles et femelles diffèrent à cet égard ; les femelles sont plus volumineuses et plus lourdes que les mâles. On devra donc, dans des études ultérieures, considérer séparément mâles et femelles.

— L'heure d'éclosion semble liée au rythme nycthéméral de la température dans la mesure où la pupe subit les variations climatiques. Les basses températures nocturnes provoquent une concentration des éclosions dans la soirée. Mais, dans la nature, la pupe s'enfonce dans le sol et se soustrait à l'influence de l'atmosphère ; les températures extrêmes sont amorties. On peut donc prévoir qu'il doit exister un rythme d'éclosion différent de celui observé au laboratoire. Mâles et femelles se comportent de façon identique.

— La perte de poids totale durant la vie pupale nous révèle que *G. palpalis gambiensis* suit les mêmes lois que d'autres espèces, telle *G. austeni*, en particulier.

Les éléments positifs retenus dans ce bilan seront utilisés dans le prochain chapitre comme critères de l'état physiologique des échantillons prélevés sur les populations naturelles. Ils nous permettront de connaître la composition des populations et l'action des facteurs externes aux différentes saisons.

CHAPITRE IV

ETUDE ECOLOGIQUE

Dans le chapitre précédent ont été décrites des méthodes permettant de connaître l'état physiologique des glossines ; appliquées à des échantillons prélevés dans la nature, elles permettent d'étudier l'action, sur l'organisme et les populations, des divers composants de l'environnement. La population et son environnement (climat, végétation, sol, ennemis naturels, hôtes) forment le « système biotique ».

Dans ce dernier chapitre consacré à l'écologie seront abordés les sujets suivants :

- le macroclimat et l'écoclimat des gîtes d'étude,
- l'action des facteurs écologiques sur la nutrition, la reproduction et les stades pré-imaginaux,
- le comportement au repos et en activité,
- les relations de la sous-espèce avec les autres animaux : hôtes, parasites et prédateurs,
- la dispersion,
- la dynamique des populations.

La végétation n'a pas fait l'objet d'une étude particulière ; nous la considérons dans ses effets sur l'écoclimat et comme dispensatrice d'« endroits pour vivre ».

MACROCLIMAT ET ECOCLIMATS

Comme nous l'avons déjà vu au chapitre I, les zones bioclimatiques de l'Afrique Occidentale, parallèles à l'équateur, sont subdivisées en aires caractérisées par des climats particuliers dont les éléments se distinguent de ceux des aires voisines par des moyennes et des amplitudes différentes. C'est ainsi que la région de Bobo-Dioulasso appartient au climat sud-soudanien-ouest (Tabl. I et II). GASCHEN (1944 *a*, 1944 *b*) a étudié la répartition des espèces de glossines en fonction du climat, du sud au nord, à travers la Côte-d'Ivoire et la Haute-Volta.

G. palpalis gambiensis vit dans la galerie forestière qui constitue un écosystème isolé de la savane environnante par la canopée, les lianes et les buissons latéraux ; il y règne un écoclimat particulier qui suit les variations macroclimatiques, mais de façon amortie. La végétation forme écran aux radiations solaires et aux vents ; la présence d'eau

courante, stagnante ou souterraine entretient l'humidité atmosphérique et celle du sol. La persistance de conditions conformes à la « base des réactions » (voir p. 18) de la sous-espèce permet aux populations de se maintenir, non sans fluctuations liées aux variations climatiques saisonnières.

Nous nous proposons donc dans cette première partie du chapitre de décrire les variations saisonnières des éléments climatiques et de les relier à celles du macroclimat.

I — Le macroclimat

Les moyennes climatiques mensuelles enregistrées à la station météorologique officielle de Nasso (TERRIBLE/A.S.E.C.N.A., comm. pers.) sont présentées pour quatre années, de 1964 à 1967.

— Précipitations.

La hauteur annuelle des précipitations a été respectivement pour les quatre années précitées : 1 334,0 mm, 1 210,4 mm, 929,3 mm et 1 017,7 mm.

Pour situer la pluviométrie de ces années, nous rappelons que, pour la station de Bobo-Dioulasso, la moyenne calculée sur la période de 1931 à 1960 est de 1 180,8 mm ; le maximum de 1 551,6 a été observé en 1952 ; le minimum, en 1959, a été de 802,8 mm. Nous pouvons donc admettre que l'année 1966 a été une année déficitaire, 1964 et 1965 des années excédentaires et 1967 une année normale.

TABLEAU XXIII

Hauteurs des pluies relevées à la station météorologique officielle de Nasso (Haute-Volta)
(dans l'ordre : années 1964, 1965, 1966, 1967).

Pluie (mm)	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Totale	1,9	0	71,6	146,5	91,1	194,6	235,4	279,2	190,8	112,4	0	10,5
mensuelle	18,9	0	13,1	16,3	102,3	200,5	262,7	275,5	292,9	47,1	0	0
	0	Tr	9,6	40,1	46,2	107,0	179,6	184,4	261,1	101,3	Tr	0
	0	7,1	21,7	31,4	49,9	223,4	110,9	307,1	253,7	11,9	0,6	0
La plus	1,9	0	65,1	39,4	37,0	36,3	50,0	92,6	29,8	34,9	Tr	10,4
grande	18,9	0	11,8	14,5	55,0	43,0	52,6	50,2	65,4	13,1	Tr	0
pluie en	0	Tr	5,5	15,9	28,0	26,8	5,9	11,2	39,5	71,7	Tr	0
24 h	0	7,1	21,2	17,5	13,9	69,1	19,9	85,7	43,0	5,1	0,6	0
Nombre de	1	0	2	3	8	13	12	21	24	9	0	3
jours de	1	0	2	4	8	12	15	20	19	9	0	0
pluies	0	0	3	6	8	12	7	18	16	8	0	0
	0	1	4	4	8	16	13	21	21	6	1	0
Nombre de	2	0	1	0	1	1	9	9	2	2	1	1
jours de	0	0	0	0	4	5	0	1	2	3	1	0
traces de	0	2	3	2	4	2	5	0	2	3	2	0
pluies	0	3	2	2	1	3	2	6	3	3	0	0

Le régime pluviométrique, du type soudanien, présente une seule saison des pluies avec un maximum en août, mais la répartition mensuelle des pluies varie d'une année à

l'autre (Tabl. XXIII). Pour Nasso, le nombre de jours de pluie a été respectivement pour les années précitées : 96, 90, 78 et 95 jours. La moyenne à Bobo-Dioulasso est 86,7 jours.

L'hyétogramme (fig. 43) établi à l'aide des données hebdomadaires ⁽²⁶⁾ montre particulièrement bien comment en 1965, année excédentaire, les pluies se sont bien réparties de début mai à fin octobre alors qu'en 1966, année déficitaire, elles sont tombées surtout pendant la dernière partie de la saison. Il peut en outre se produire quelques averses durant les mois réputés secs. Les pluies commencent vers la fin avril et se terminent en fin septembre ou début octobre.

— Température.

La température minimum subit de grandes variations ; les moyennes mensuelles se

TABLEAU XXIV

Températures mensuelles relevées à la station météorologique officielle de Nasso (Haute-Volta) (dans l'ordre : moyennes des années 1964, 1965, 1966, 1967).

Température (C°)	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
MAXIMUM :												
— la plus élevée	36,1	39,8	41,0	39,4	37,2	35,3	33,5	31,2	33,3	34,7	35,6	36,3
	37,0	39,6	40,0	39,6	40,2	37,5	32,9	31,8	33,4	35,7	36,9	35,2
	37,4	39,5	40,1	39,7	38,9	35,9	35,2	32,3	32,8	35,2	35,5	35,0
	39,6	39,6	38,8	39,3	39,3	38,2	32,0	30,6	31,8	36,1	39,6	34,8
— moyenne	33,1	38,2	38,7	36,9	34,0	30,7	30,3	28,9	30,1	32,2	32,7	32,8
	32,8	36,9	38,3	36,9	35,4	32,4	30,4	29,2	31,2	33,7	36,0	32,7
	35,0	36,2	37,8	36,8	35,9	32,7	31,8	29,5	30,9	32,5	34,4	33,7
	33,0	35,6	32,3	33,2	34,5	32,6	29,2	27,7	29,7	32,9	34,0	31,7
— la plus basse	23,2	32,9	31,7	27,6	25,0	26,7	26,5	26,0	25,2	31,6	33,0	20,3
	26,0	33,5	36,8	26,0	28,1	26,4	24,7	23,4	27,9	27,1	33,0	30,1
	30,2	26,8	27,4	31,1	29,6	29,5	27,5	24,0	26,9	28,0	32,2	31,5
	30,5	29,3	25,3	26,8	26,0	28,5	27,2	27,0	27,8	30,8	32,3	24,2
MOYENNE												
	22,1	24,8	29,0	29,1	28,0	26,0	25,3	24,8	25,0	25,7	24,5	24,0
	22,8	25,5	27,1	29,0	29,1	27,0	25,5	24,7	25,6	26,4	24,6	20,6
	22,0	24,6	25,6	29,8	29,7	27,1	27,2	25,2	25,7	26,5	26,3	22,7
	21,0	25,2	24,5	28,2	29,2	27,1	25,2	24,9	25,0	26,1	24,7	21,7
MINIMUM :												
— la plus élevée	17,5	14,2	25,6	27,3	24,8	28,5	22,2	22,3	21,3	22,0	20,0	19,9
	17,9	19,2	24,5	26,1	26,0	24,5	23,2	21,7	22,0	21,1	17,5	12,1
	14,6	18,0	26,6	26,3	25,6	24,4	24,0	23,1	22,0	21,8	21,7	17,6
	13,0	22,4	22,0	26,9	26,0	27,5	22,8	22,0	22,5	21,8	21,9	15,5
— moyenne	11,1	11,3	19,2	21,3	22,0	21,2	20,3	20,7	19,9	19,2	16,2	15,2
	12,8	14,0	15,9	21,0	22,7	21,6	20,6	20,2	20,0	19,1	13,2	8,4
	9,0	13,0	13,4	22,6	23,4	21,5	22,2	20,9	20,5	20,4	16,1	10,7
	9,1	14,9	16,6	23,2	23,9	21,6	20,7	21,0	20,2	19,3	15,3	11,7
— la plus basse	7,7	9,1	11,5	11,6	19,2	19,5	18,0	19,1	18,0	15,5	11,1	11,0
	9,4	9,0	10,2	15,9	20,1	19,0	17,5	19,1	16,0	18,7	9,1	7,0
	5,8	6,8	8,5	16,0	20,5	18,9	18,6	19,1	18,0	18,2	8,7	6,5
	7,0	8,9	11,0	18,5	19,5	19,1	18,9	19,0	17,8	16,4	10,3	9,9

(26) Nous avons calculé des moyennes hebdomadaires correspondant aux semaines de capture tandis que les météorologistes considèrent des « pluies pentadaires ».

répartissent entre 8,4°C en décembre et 23,9°C en mars, avec des valeurs extrêmes de 5,8° C en janvier et 28,5° C en juin.

La température maximum présente des moyennes mensuelles comprises entre 27,7°C en août et 38,7°C en mars, avec des extrêmes de 20,3°C en décembre et 41,0°C en mars.

Le thermogramme (fig. 43) met en évidence une grande amplitude thermique de décembre à janvier, avec un maximum de 26,0°C en janvier 1966 et une période de moindre amplitude de mai-juin à septembre.

La température moyenne mensuelle (Tabl. XXIV), minimum en janvier (22°C), augmente rapidement en février pour atteindre 29,0°C en avril et mai ; elle décroît aux fortes pluies (25,0°C) pour augmenter légèrement en octobre, à la cessation des pluies (26,1°C).

— Evaporation quotidienne moyenne.

L'évaporation mesurée à l'évaporomètre Piche (Tabl. XXV), est la plus faible en août-septembre (0,8-0,9 mm) ; elle augmente surtout à partir de novembre pour atteindre son maximum en février-mars (5,0-6,5 mm) ; elle commence à décroître, en avril, jusqu'à 2 mm en juin. Les rares précipitations de saison sèche provoquent, incidemment, de fortes baisses (voir histogramme, fig. 43).

TABLEAU XXV

Evaporations quotidiennes relevées à la station météorologique officielle de Nasso (Haute-Volta) (dans l'ordre : moyennes des années 1964, 1965, 1966, 1967).

Evaporation (mm)	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
la plus grande	5,5	6,9	7,1	6,9	2,4	2,4	2,3	1,2	1,9	3,7	4,0	4,9
	5,5	6,5	7,8	9,1	5,6	3,0	1,8	2,3	1,6	2,8	4,1	5,0
	6,2	7,9	8,0	6,0	4,9	3,1	2,6	1,4	1,6	2,5	4,4	5,0
	6,5	7,3	7,1	5,9	5,1	4,9	2,1	1,2	1,8	3,6	4,2	4,9
moyenne	4,4	5,7	5,1	4,3	2,5	1,4	1,2	0,8	0,9	1,8	2,5	3,0
	4,0	5,6	6,5	5,5	3,1	1,6	1,1	0,9	1,0	1,7	3,2	4,1
	4,9	6,0	5,3	3,9	2,9	1,8	1,6	0,9	1,0	1,5	2,6	4,0
	5,2	5,7	5,0	3,8	3,2	2,0	1,2	0,8	1,0	2,3	3,1	3,8
la plus faible	1,4	4,3	2,1	1,3	0,9	0,4	0,2	0,3	0,1	1,0	1,7	0,3
	0,9	4,0	4,2	1,8	0,9	0,6	0,4	0,3	0,5	0,7	1,8	3,4
	3,8	2,9	0,9	1,5	0,9	0,7	0,5	0,3	0,4	0,6	1,3	2,9
	4,1	2,4	0,6	0,6	0,3	0,7	0,5	0,4	0,6	1,1	2,2	2,7

— Les saisons dans la région de Bobo-Dioulasso.

A l'aide des caractéristiques mensuelles (Tabl. XXIII, XXIV, XXV), nous pouvons distinguer, pour les besoins de l'écologie, des périodes caractérisées par la combinaison chaleur/fraicheur, sécheresse/humidité, évaporation forte/faible, pluies/pas de pluies.

— LA SAISON SÈCHE.

a) *Froide* (novembre, décembre, janvier, première quinzaine de février).

Un mois après l'arrêt des pluies, lorsque souffle l'harmattan, vent sec, les nuits deviennent fraîches mais les journées sont chaudes.

b) *Chaude* (deuxième quinzaine de février, mars, avril).

Il fait très sec, l'évaporation est intense et la température atteint son maximum annuel en mars ; les nuits deviennent chaudes. Quelques pluies précoces tombent parfois en avril.

— LA SAISON DES PLUIES.

a) *Début, chaude et humide* (fin avril, mai).

Les journées sont encore chaudes ainsi que les nuits puisque la température minimum est au plus haut ; aussi observe-t-on la température moyenne la plus élevée. Les vents de sud-ouest apportent de l'humidité ; l'évaporation se met alors à baisser considérablement. Les premières pluies apparaissent en orages, ce qui provoque une baisse de la température maximum.

b) *Fortes pluies ; humide et tempérée* (juin, juillet, août, septembre).

Les pluies sont de plus en plus fréquentes et abondantes, mais il peut se produire une récession en juin ou juillet (voir en juillet 1965, sur l'hyétogramme, fig. 43). Le maximum des précipitations a lieu en août ou septembre. La température maximum est basse et la température minimum élevée ; on observe donc la plus faible amplitude thermique, la plus forte humidité et la plus faible évaporation.

c) *Fin, chaude et humide* (octobre).

Les pluies cessent généralement assez brusquement ou par des orages de plus en plus espacés. La température monte, mais l'atmosphère est encore très humide et l'évaporation peu intense.

Ce cycle saisonnier est tout à fait comparable à celui observé dans la région de Kaduna, au Nigeria du nord (NASH et PAGE, 1953, p. 74-75).

II — L'écoclimat des gîtes d'étude et comparaison avec le macroclimat

— Température.

L'année 1965 a été choisie pour comparer les températures maximum et minimum. Ces deux éléments ont été enregistrés près des cours d'eau, au psychromètre fronde, par les équipes de capture. Le maximum relevé est assez proche du maximum réel puisque les lectures du thermomètre avaient lieu tous les quarts d'heure ; la température minimum que l'on indique pour la forêt du Kou est celle relevée en arrivant au lieu de capture, le matin, entre 6 h et 6 h 30 ; le minimum réel se place sensiblement à ce moment-là. Pour les gîtes de Poa et de Matourkou, les valeurs indiquées sont légèrement excessives.

Dans la forêt du Kou, le point G1 présente des températures inférieures à celles de G2 (points 4 et 5, fig. 13). La plus grande différence entre les deux lieux est observée (Tabl. XXVI) :

- pour la température minimum, en février-mars : 1,0 à 1,8°C ;
- pour la température maximum, en janvier, février, mai et juin : 1,0-1,2°C.

Pour les autres mois, la différence est de 0,0 à 0,9°C, le plus souvent 0,2°C, c'est-à-dire, de l'ordre de la précision des mesures.

On peut donc conclure que les deux points de la forêt diffèrent peu et que les valeurs

TABLEAU XXVI

Tableau comparatif des températures maximum et minimum relevées en 1965 : à la station météorologique officielle de Nasso, dans la forêt classée du Kou, la forêt classée de Poa et le gîte de Matourkou (voir explications dans le texte). Précipitations enregistrées à Nasso.

Mois et semaines	Station officielle de Nasso	Forêt classée du Kou				Forêt classée de Poa				Gîte de Matourkou			
		Pluie		Min. Max.		G1		G2		G1		G2	
						Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
I	3- 9	0	14,1	33,2									
	10-16	0	13,6	28,4	14,3	26,4	13,7	27,4					
	17-23	0	11,1	32,4									
	24-30	0	12,0	36,5						15,1	33,3	14,1	34,0
					12,0	33,5	13,1	34,3				16,6	30,5
II	31- 6	0	11,7	36,4									
	7-13	0	16,8	36,3									
	14-20	0	12,1	36,0									
	21-27	0	17,1	38,4	19,3	36,3	20,3	36,2					
III	28- 6	0	16,9	39,4									
	7-13	0	17,4	38,9						19,5	35,9	20,6	36,3
	14-20	0	13,6	38,3	13,0	35,1	15,2	36,0					
	21-27	0	13,2	38,1									
	28- 3	14,4	21,4	37,3						24,0	35,7	24,4	35,5
IV	4-10	14,5	21,5	32,0	22,5	30,2	22,6	30,2					
	11-17	0	18,6	38,1									
	18-24	0	20,9	37,7									
	25- 1	0,25	21,9	37,8	23,5	35,1	23,8	34,8	24,3	35,2	24,6	35,1	
V	2- 8	16,8	23,4	37,1									
	9-15	0,9	23,5	35,6									
	16-22	70,3	22,1	32,9	23,0	30,8	23,2	31,8	23,4	32,9	23,5	33,3	
	23-29	10,8	21,6	34,1									
VI	30- 5	17,8	22,3	35,7	23,2	31,3	23,2	32,3	24,4	33,0	24,7	33,0	
	6-12	23,7	21,7	33,9									
	13-19	90,9	21,5	31,0									
	20-26	71,6	20,8	30,3									
	27- 3	33,8	21,6	30,2	23,3	28,3	23,4	28,7	22,3	29,3	22,2	28,8	
VII	4-10	79,9	19,9	31,1									
	11-17	43,5	21,1	30,3									
	18-24	3,6	20,1	30,8	22,3	28,9	22,6	29,4	22,0	29,4	22,3	29,1	
	25-31	101,9	21,0	30,1									
										22,3	28,7	22,6	29,7

Mois et semaines	Station officielle de Nasso	Forêt classée du Kou				Forêt classée de Poa				Gîte de Matourkou			
		G1		G2		G1		G2		G1		G2	
		Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.	Min.	Max.
	Pluie	Min.	Max.										
VIII	1- 7	94,8	21,4	29,9									
	8-14	127,0	21,1	27,8		22,1	29,1	22,1	28,7				
	15-21	37,5	20,2	29,5						22,0	28,6	22,5	28,8
	22-28	14,9	20,7	30,0		22,0	29,1	21,6	28,5				
IX	29- 4	73,7	21,1	30,4		22,9	27,9	22,9	28,6				
	5-11	111,9	20,6	31,0									
	12-18	32,4	18,0	30,6									
	19-25	71,1	19,8	32,0									
X	26- 2	12,1	20,1	32,2		22,2	29,4	22,4	29,4				
	3- 9	13,8	20,2	32,5						22,2	29,9	22,4	30,8
	10-16	6,3	20,2	34,5		22,1	32,0	22,1	31,8				
	17-23	20,2	20,3	33,9		21,9	29,9	21,9	29,7				
XI	24-30	Tr.	19,8	34,5						21,9	32,0	21,9	32,6
	31- 6	0	16,8	34,7									
	7-13	Tr.	14,1	35,6		15,8	30,8	16,4	31,1				
	14-20	0	12,5	35,0									
XII	21-27	0	11,0	34,5						18,1	32,3	18,6	31,9
	28- 4	0	9,4	33,5									
	5-11	0	8,4	33,5									
	12-18	0	8,0	33,3									
	19-25	0	8,2	31,7		8,9	27,8	9,6	28,0	10,8	31,9	15,1	31,7
	26- 1	0	8,3	33,0						10,5	30,9	12,0	31,7

maximums indiquées sont fugaces si l'on tient compte des mesures horaires qui ne diffèrent que de quelques dixièmes (Tabl. XXIX).

Au gîte de Poa, les mesures ont été relevées dans une galerie étroite d'environ 10 mètres de largeur. Les différences entre maximums d'une part, et minimums d'autre part, sont inférieures à 0,5° C mais G1 présente généralement un minimum inférieur et un maximum supérieur à ceux de G2. Pour ce gîte, on peut encore admettre que les températures, le long de la galerie, varient peu.

Au gîte de Matourkou, les postes G1 et G2 diffèrent en ce que le second se trouve situé en bordure d'un jardin et d'un plan d'eau découvert, alors que le premier est dans la galerie forestière (voir photographie, fig. 9). La température minimum du point G2 est légèrement supérieure à celle de G1 (0 à 0,6° C) de mai à décembre mais l'écart augmente en mars-avril (0,9 à 2,5° C) ; en juin et février la situation s'inverse : la différence est de 0,4-2,5° C en faveur de G1. La température maximum de G2 est supérieure de mai à décembre-janvier (0,1 à 1,1° C) mais inférieure en mars-avril (de 0,6 à 1,4° C). Cette dernière situation semble paradoxale, car G2 est moins bien protégé que G1. L'explication est vraisemblablement la suivante : l'harmattan qui souffle durant les mois les plus secs, provoque, à la surface du plan d'eau proche de G2, une intense évaporation qui abaisse la température de l'air transporté à la périphérie. En février, mars et avril, on observe en effet, des pourcentages élevés de vents de force 2 à 4 et quelques-uns de force 5 et 6 (*in* Aperçus sur le climat de la Haute-Volta, p. 117).

TABLEAU XXVII

Comparaison entre macroclimat et écoclimat.

(A) Ecart moyen en degrés de la température maximum des gîtes en dessous de celle de la station météorologique de Nasso.

(B) Ecart moyen en degrés de la température minimum des gîtes au-dessus de celle de la station météorologique de Nasso.

Ecart	Mois	Forêt du Kou		Forêt de Poa		Gîte de Matourkou		
		G1	G2	G1	G2	Mois	G1	G2
(A)	I-VI	2,5	1,7	2,8	2,4	I	1,9	0,8
						III-IV	2,5	3,6
						V	2,0	1,7
						VI	3,3	3,2
	VI-VIII	1,6	1,2	0,9	1,4	VII-VIII	1,4	0,9
	IX	2,7	2,3	—	—		—	—
	X-XI-XII	4,2	4,1	2,1	2,3		2,6	1,8
(B)	I-VI	1,2	1,5	2,2	2,4	I-IV	3,6	4,3
						V-VI	1,9	2,0
	VI-VII-VIII	1,7	1,8	1,1	1,4	VII-VIII	1,9	2,1
	IX	2,0	2,0	—	—		—	—
	X-XI-XII	1,3	1,8	2,0	1,2 (?)		2,1	2,9

Le couvert végétal et la présence d'eau protègent donc les gîtes des températures extrêmes et c'est ainsi que la température maximum de l'écoclimat est plus basse que celle du macroclimat et que la température minimum, au contraire, est plus élevée. Le degré de protection est variable dans l'espace et dans le temps (Tabl. XXVII) ; c'est ce que met en évidence la comparaison entre les écarts relevés pour chaque lieu en prenant comme référence les moyennes hebdomadaires de la station officielle de Nasso. Si l'on peut directement comparer ces dernières avec celles de la forêt du Kou qui en est

TABLEAU XXVIII

Tableau comparatif de l'évaporation moyenne/jour (mm de l'évaporomètre Piche)
relevée en 1967 à la station météorologique officielle de Nasso
et en divers points de la forêt classée du Kou : Station entomologique en clairière,
Pont, Gîte 1, en lisière. (Voir explications dans le texte).

Mois et semaine		Station officielle météo. de Nasso	Forêt classée du Kou			
			Station entomologique	Près du pont	Gîte 1	En lisière
I	1- 7	4,5				
	8-14	5,0				
	15-21	5,2				
	22-28	6,9	3,46		3,36	
II	29- 4	4,8	2,85		2,35	
	5-11	5,8	3,70		3,14	
	12-18	6,1	3,44		2,96	
	19-25	6,6	4,24		3,57	
III	26- 4	3,7	2,56	—	1,94	—
	5-11	5,3	3,89	2,62	3,03	5,70
	12-18	6,3	4,69	3,97	3,87	7,41
	19-25	6,3	4,29	3,59	3,73	6,79
	26- 1	3,1	2,16	2,14	1,91	3,80
IV	2- 8	5,3	3,80	2,94	3,06	6,58
	9-15	3,5	2,29	1,76	2,03	4,71
	16-22	3,8	3,03	1,80	2,27	6,06
	23-29	2,6	2,23	1,36	1,37	3,47
V	30- 6	2,9	2,10	1,42	1,47	3,07
	7-13	3,5	2,69	1,70	2,27	4,67
	14-20	3,2	2,90	1,56	1,74	4,84
	21-27	3,1	2,96	1,36	1,77	4,18
	28- 3	3,1	2,49	1,14	1,53	3,53
VI	4-10	2,9	2,31	1,03	1,69	3,49
	11-17	1,9	1,21	1,06	1,01	2,54
	18-24	1,3	1,00	0,69	0,80	1,84
	25- 1	1,3	0,71	0,73	0,81	1,81
VII	2- 8	1,3	0,76	0,67	0,73	1,81
	9-15	1,5	0,81	0,80	0,83	2,34
	16-22	1,1	0,63	0,59	0,70	1,72
	23-29	1,0	0,63	0,80	0,61	1,53
VIII	30- 5	0,9	0,60	0,43	0,53	1,57
	6-12	0,9	0,56	0,61	0,54	1,53
	13-19	0,8	0,50	—	0,37	0,89
	20-26	0,8	0,56	—	0,37	1,34
	27- 2	0,8	0,36	0,20	0,20	1,07
IX	3- 9	0,9	0,42	0,33	0,33	1,29
	10-16	1,0	0,37		0,40	1,41
	17-23	1,1	0,46		0,57	1,43
	24-30	1,0	0,31		0,49	1,19
X	1- 7	1,4	0,57		0,63	1,94
	8-14	1,9	0,67		0,91	2,06
	15-21	2,2	0,78		0,90	2,51
	22-28	2,6	1,07		1,27	3,04
XI	29- 4	2,4	1,40		1,17	3,04
	5-11	2,5	1,42		1,31	2,72
	12-18	3,1	1,28		1,41	3,40
	19-25	3,3	1,57		2,76	—
	26- 2	3,6	1,58		1,60	3,87
XII	3- 9	3,8	1,68		1,58	3,61
	10-16	4,0	2,03		1,90	3,85
	17-23	4,0	1,75		1,75	3,88
	24-30	2,7	1,92		1,63	3,90

proche (1 500 mètres), il est plus ou moins discutable de le faire dans le cas des autres gîtes distants de 15 à 20 km. L'amplitude thermique est moindre en saison des pluies qu'en saison sèche ; l'atmosphère humide constitue, en effet, un « volant thermique » qui tend à uniformiser la température tant à l'extérieur qu'à l'intérieur des galeries ; la nébulosité, qui atténue l'action des radiations solaires, et les pluies sont autant de facteurs modérateurs. Dans la forêt du Kou, d'octobre à décembre, la température maximum est considérablement atténuée, sans doute en raison de l'évaporation de l'eau du sol. A Matourkou, le maximum de protection des fortes chaleurs est observé en pleine saison sèche, grâce à l'effet tempérant du plan d'eau.

— Evaporation quotidienne moyenne.

La comparaison porte sur les résultats obtenus en 1967 (Tabl. XXVIII) à la station officielle de Nasso et dans la forêt du Kou ; trois abris ont été placés : l'un près du pont, le second au poste G1, le troisième dans la cour de la station et le dernier en dehors de la forêt, à 100 mètres de la lisière (voir le plan, fig. 13).

L'évaporation présente en tous points les mêmes variations générales, avec un maximum en février-mars suivi d'une décroissance jusqu'en août-septembre. L'ordre décroissant des moyennes est le suivant : lisière de la forêt, station officielle, station entomologique, poste G1 et pont. L'amplitude moyenne entre maximum et minimum moyens est la plus grande aux points dégagés tels que station officielle et lisière (6,1 mm), et la plus petite aux points proches de la rivière (3,7 mm). Les moyennes observées en février, mars et avril s'écartent en-dessous de celles de la station officielle pour tous les postes en forêt (1,2 à 1,8 mm) alors qu'elles sont au-dessus dans le cas de l'abri en lisière (1,25 mm). En saison des pluies, s'observe la même répartition des différences mais de façon atténuée ; l'écart de l'évaporation en forêt n'est plus que de 0,4 à 0,5 mm tandis qu'il demeure positif en lisière (0,50 mm). D'octobre à décembre les valeurs respectives sont : -1,43 à -1,52 mm et + 0,28 mm).

En saison des pluies, les différences entre les postes de mesure ont tendance à s'estomper en raison des pluies qui atténuent les extrêmes.

— Variation diurne de la température et du déficit de saturation dans la forêt du Kou.

De mai 1965 à mai 1966 a été calculée pour chaque tranche horaire du jour, la moyenne des températures relevées chaque quart d'heure, aux deux postes G1 et G2 et pendant quatre jours d'affilée (32 mesures) ; les quarts d'heure de pluie n'ont pas été pris en compte.

La température passe par son minimum au lever du soleil (Tabl. XXIX) ; ce dernier a lieu entre 5 h 53 et 6 h 42. La valeur la plus basse enregistrée est 7,6° C en février et la plus élevée : 37,6° C, en avril 1966. La croissance est régulière et rapide, du lever du soleil jusqu'à midi, puis se ralentit avant d'atteindre le maximum. En saison sèche froide, la croissance est plus rapide car l'amplitude thermique est très grande.

Le déficit de saturation moyen horaire a été calculé à l'aide de 16 mesures correspondant aux quatre relevés horaires au poste G1 pendant quatre jours d'affilée. Les enregistrements ont été faits en considérant des intervalles de 2 mb⁽²⁷⁾. Les moyennes sont basées sur la valeur centrale (1, 3, 5, 7, etc...).

(27) Les résultats sont donnés en millibars.

TABLEAU XXIX

Variation diurne de la température (moyennes aux postes G1 et G2) dans le gîte de la forêt du Kou (°C).

Période	6 h-	7 h-	8 h-	9 h-	10 h-	11 h-	12 h-	13 h-	14 h-	15 h-	16 h-	17 h-	18 h-	t° absolue	
	7 h	8 h	9 h	10 h	11 h	12 h	13 h	14 h	15 h	16 h	17 h	18 h	18 h 20	Min.	Max.
1965															
26-29.IV	23,9	24,9	27,5	29,9	31,1	31,9	32,8	34,1	34,3	33,3	32,5	31,5		22,5	37,5
17-21.V	23,7	23,7	25,3	26,6	27,9	29,8	30,1	30,2	30,5	30,5	30,3	28,5		21,7	33,2
7-12.VI	23,4	23,9	25,5	26,9	28,4	29,7	30,5	31,1	31,3	31,4	30,0	29,0		21,8	33,4
28.VI-2.VII	23,4	24,2	25,7	27,0	28,1	28,6	29,0	29,4	29,6	29,3	28,8	27,9		22,6	30,1
19-23.VII	22,9	23,8	25,0	26,4	27,4	28,2	28,2	28,8	29,1	29,0	29,0	28,1		21,5	29,9
9-13.VIII	22,2	22,6	23,4	24,4	25,1	25,8	26,2	26,0	26,1	27,1	26,7	25,8		21,9	27,5
30.VIII-3.IX	23,3	23,3	24,5	25,8	26,7	26,9	27,3	27,1	27,6	27,0	26,7	25,6		22,2	29,6
28.IX-2.X	22,4	23,1	24,6	25,9	27,1	28,2	29,0	29,5	29,6	28,8	27,8	26,6		21,7	30,6
20-25.X	22,0	22,6	24,2	25,9	27,4	28,4	29,1	29,2	29,2	28,4	27,3	26,2		21,7	30,0
8-12.XI	16,3	17,9	21,6	25,0	27,2	28,8	30,2	30,8	29,8	28,6	26,6	25,0		15,2	31,4
20-24.XII	9,4	10,1	14,0	18,7	22,1	25,0	26,8	27,6	27,1	25,4	24,2	22,2		8,5	28,5
1956															
17-21.I	10,3	11,5	15,7	20,3	25,3	26,6	29,1	30,6	32,2	29,9	27,0	24,9		9,4	33,4
7-13.II	9,8	11,6	17,7	24,2	27,4	29,6	30,7	31,2	31,7	32,1	30,5	27,6		8,4	33,8
1-6.III	10,0	12,8	18,7	25,3	29,4	31,4	32,5	33,2	33,5	33,3	31,4	28,7		8,9	34,6
21-27.III	23,6	24,1	26,4	29,0	31,2	32,5	32,8	33,3	33,8	33,5	32,3	30,5	29,3	21,2	36,1
10-17.IV	25,0	25,6	28,1	30,4	32,1	33,5	34,2	35,0	35,0	34,8	33,7	32,4	?	21,6	36,5
2-8.V	23,6	25,2	26,6	28,8	30,5	31,5	31,5	31,5	31,8	31,75	31,1	29,8	28,6	21,6	34,35

Le déficit de saturation (Tabl. XXX) demeure assez bas, la nuit, durant toute l'année (0 à 9 mb), mais son maximum, entre midi et 16 h, peut varier de 7,5 à 45,5 mb. Il est au plus bas en août-septembre et augmente jusqu'en mars pour diminuer à partir d'avril lorsque le « F. I. T. » a entrepris sa remontée vers les tropiques.

TABLEAU XXX

Variation diurne du déficit de saturation au poste G1 de la forêt du Kou (mb).

Période	6 h- 7 h	7 h- 8 h	8 h- 9 h	9 h- 10 h	10 h- 11 h	11 h- 12 h	12 h- 13 h	13 h- 14 h	14 h- 15 h	15 h- 16 h	16 h- 17 h	17 h- 18 h	18 h- 18 h 30
1965													
17-21.V	1,4	1,7	4,3	7,3	11,0	13,6	15,8	14,9	16,1	15,4	11,5	8,0	—
7-12.VI	2,0	2,0	4,0	6,5	9,5	10,4	14,1	16,2	14,2	13,2	10,1	8,3	—
28.VI-2.VII	1,5	1,4	4,1	6,4	6,8	10,5	12,0	12,5	13,1	11,5	11,4	8,5	—
19-23.VII	1,4	2,0	3,6	5,6	7,6	8,8	8,9	10,6	11,6	10,3	10,6	8,9	—
9-13.VIII	1,0	2,0	3,5	4,6	5,0	6,7	7,8	7,3	7,5	8,5	8,5	8,3	—
30.VIII-3.IX	1,0	1,9	4,5	6,8	7,7	8,2	8,3	7,3	6,3	9,0	8,0	4,8	—
28.IX-2.X	1,5	2,0	2,9	3,8	5,6	9,1	10,0	13,0	13,0	10,3	8,3	3,1	—
20-25.X	1,0	1,0	1,7	3,5	6,3	9,0	12,6	12,2	11,5	11,2	7,8	4,3	—
8-12.XI	1,0	1,1	2,8	5,1	9,4	18,3	21,3	20,3	18,9	14,1	9,8	6,6	—
20-24.XII	1,0	1,0	3,0	7,8	13,8	20,4	23,8	25,3	21,4	16,8	13,5	10,3	—
1966													
17-21.I	—	—	5,3	9,3	19,1	23,5	27,0	32,6	32,4	26,3	19,3	15,1	—
7-13.II	—	—	7,5	20,9	31,4	35,2	37,4	38,3	38,5	39,9	34,8	24,5	17,8
1-6.III	—	—	10,0	24,5	35,0	40,6	41,8	44,3	44,0	43,8	36,9	25,9	21,5
21-27.III	3,2	3,0	11,2	18,0	22,8	28,1	31,0	32,3	34,5	32,5	26,6	20,5	19,3
10-17.IV	7,8	7,8	13,5	18,6	25,4	30,1	33,3	37,3	36,5	35,5	29,9	26,1	23,3
2-8.V	3,3	4,0	9,3	13,1	18,0	22,5	22,8	23,0	25,8	24,5	20,5	18,0	14,0

— Variation diurne de la lumière.

Comme nous ne disposons pas d'un intégrateur pour mesurer la lumière à l'ombre de la végétation, nous n'avons cherché qu'à mesurer des valeurs relatives. Le dispositif utilisé (voir p. 43) a été placé en lisière pour enregistrer les variations diurnes liées au cycle nycthéral et mettre en évidence les variations saisonnières liées à l'incidence des rayons solaires, à la nébulosité et aux brumes sèches. La mesure a été prise chaque quart d'heure. Les graphiques (fig. 29) ont été construits avec des intervalles d'une demi-heure et en utilisant la plus élevée des mesures. La luminosité est maximum entre midi et 13 h (heure légale = heure TU). Le maximum, en saison des pluies, est presque le double de celui du mois de mars et si nous prenons l'intensité repère 10.000 lux (intensité atténuée par l'appareillage) nous remarquons que cette valeur est dépassée pendant 5 heures 30 en mars, 6 heures 30 en novembre-février, 7 heures en avril, 7 heures 30 de juin à octobre et 9 heures en mai. En saison des pluies, l'atmosphère est plus pure mais par temps couvert ou au passage d'un nuage, l'intensité peut varier dans un rapport de 3 à 1.

III — Conclusions

Dans les conditions du climat sud-soudanien-ouest de la région de Bobo-Dioulasso, les éléments climatologiques présentent des variations saisonnières de grandes amplitudes qui affectent de façon sensible la biologie des glossines.

L'éoclimat des galeries fournit à *G. palpalis gambiensis* des conditions de vie favorables. Nous verrons dans les autres parties de ce chapitre comment il agit sur l'organisme et les populations.

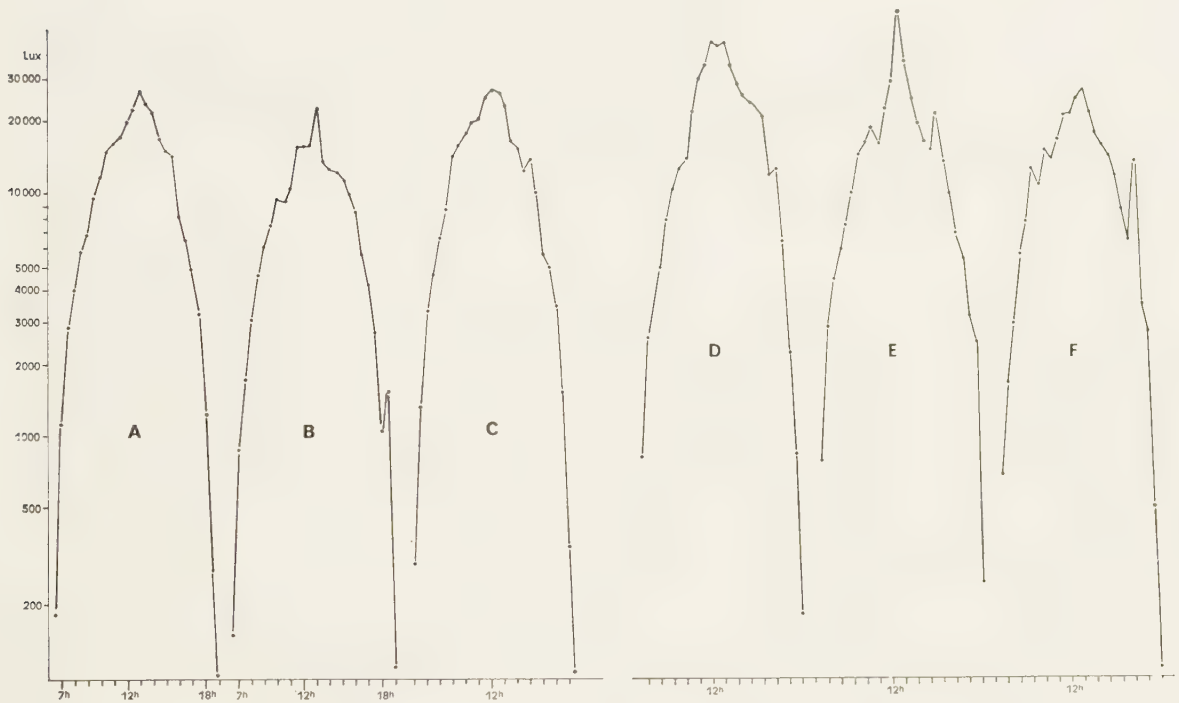


Fig. 29. — Lumière mesurée en terrain découvert, à la lisière de la forêt du Kou (unités conventionnelles).

A : novembre à février, 12 jours ; B : mars, 8 jours, C : avril, 4 jours ; D : mai, 4 jours ; E : juin à août, 16 jours ; F : septembre à octobre, 12 jours.

ACTION DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA NUTRITION, LA REPRODUCTION ET LES STADES PREIMAGINAUX.

I — Action sur la nutrition

Les facteurs écologiques qui agissent sur la nutrition sont :

- biotiques : les hôtes (nombre, disponibilité, attractivité) ;
- abiotiques : terrains de chasse, éléments climatiques (rythme des repas).

Nous ne traiterons ici que du second groupe de facteurs ; les hôtes seront étudiés dans la 3^e partie du chapitre.

1 — LES TERRAINS DE CHASSE.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

JACKSON (1933 *a*) a distingué, pour *G. morsitans* et *G. swynnertoni*, l'habitat réel (« home » ou « true habitat » de NASH) du « terrain de chasse » (« feeding ground »). Le premier lieu est caractérisé par la présence de glossines au repos, dans la végétation, tandis que le second est un endroit dégagé pour le vol et la visibilité.

Ce concept du « terrain de chasse » semblerait applicable à *G. fuscipes fuscipes* en Ouganda (BUXTON, 1955, p. 99). Pour cette sous-espèce, au bord du lac Victoria, les lieux de repos (« rest haunts ») ne sont pas très loin des rives et les « terrains de chasse » sont des petites clairières entre les premiers lieux et le rivage ; il existe, en outre, des « lieux de reproduction » (« breeding haunts », CHORLEY T. W., 1944).

BURSELL (1966 *a*) a étudié, en Rhodésie, l'état de glossines provenant de différents types de végétation.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Dans les conditions de la savane soudanienne il est assez difficile, pour *G. p. gambiensis*, de faire la distinction entre les différents lieux fonctionnels décrits au paragraphe précédent. Nous verrons, en effet, dans la troisième partie de ce chapitre, que les lieux de repos nocturnes peuvent se trouver en terrains assez découverts mais on peut admettre que clairières, lisières, lit des cours d'eau, sentiers, abords dégagés des ponts, champs et jardins riverains, gués, baignades et plages peuvent constituer des terrains de chasse fréquentés par les mouches affamées.

2 — LE RYTHME DES REPAS.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Les glossines, après la prise d'un repas de sang, demeurent au repos. Les femelles ne deviennent actives qu'à l'état affamé alors que les mâles sortent de leur retraite avant d'avoir achevé la digestion.

La méthode fondamentale pour évaluer le rythme des repas ou l'intervalle entre deux repas consiste à repérer le degré de réplétion au lâcher et à la recapture de spécimens marqués.

JACKSON (1933 *a*), au Tanganyika, a considéré, chez *G. swynnertoni*, le nombre de stades de réplétion (voir p. 47) traversés entre lâcher et recapture. Le maximum de mouches recapturées apparaît d'autant plus tard après le lâcher qu'un plus grand nombre de stades a été traversé. Il apparaît ainsi que l'intervalle entre les repas est de 4-5 jours. Pour *G. morsitans*, le même auteur a trouvé une différence saisonnière : 4 jours en saison chaude et 8-10 jours en saison froide.

VANDERPLANK (1947) a coupé le proboscis des spécimens lâchés pour connaître la durée des stades ; il a pu mettre ainsi en évidence des variations individuelles et saisonnières.

GLASGOW (1961 *d*) a imaginé une méthode plus compliquée qui lui a permis de constater que les mâles de *G. swynnertoni* peuvent attendre quinze jours et les femelles huit jours avant de reprendre un repas.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

— Rythme des repas chez les mâles, en saison des pluies.

Plusieurs méthodes ont été utilisées avec *G. p. gambiensis*.

— EVALUATION PAR LA MÉTHODE « DYNAMIQUE ».

Les mâles lâchés ont été marqués en appliquant la méthode du marquage individuel

(p. 64) ; leur stade de réplétion a été enregistré et certains d'entre eux ont été nourris afin d'obtenir la catégorie « gorgé ». Comme les observations n'ont pas eu lieu le samedi et le dimanche, les chances de recapture ne sont pas égales pour tous les lots quotidiens (N, dans le Tabl. XXXI). Malgré le nombre assez grand de mâles utilisés, la proportion des recapturés est faible, mais les résultats suggèrent que :

TABLEAU XXXI

Effectifs recapturés à l'état : affamé (A), intermédiaire (I) et gorgé (G)
à partir de nombres (N) lâchés de 1 à 9 jours avant leur recapture
dans la forêt classée du Kou (10 juillet - 8 septembre 1967).

Etat au lâcher	Etat à la recapture	Nombre de jours entre lâcher et recapture									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Repas complet ⁽¹⁾	A		5	4	6	8	8	11	2		2
	I	2	6	1	1	4		5	2	4	1
	G			1				2			
	N ⁽²⁾	259	196	195	193	245	288	303	259	196	195
Repas incomplet	A	3	5	10	3	3	1	4	3	3	3
	I	1			1		2	1	1	1	1
	G										
	N	167	120	110	112	136	172	203	167	120	110
Ténéaux	A	57	25	17	7	11	12	15	7		
	I	1	4	4	1	3	6	7	5		
	G	1	1								
	N	714	549	531	518	510	703	886	693		
Affamés	A	81	20	17	19	15	23	15	11	8	11
	I	6	7	8	4	13	10	17	6	8	8
	G	1		1	1			1			
	N	1223	932	843	896	879	1163	1494	1211	1481	1374
Inter-médiaire	A	30	21	19	9	11	22	21	13	8	6
	I	14	15	6	10	6	10	12	12	15	7
	G		1	3		1	2		2		
	N	984	842	729	573	572	875	1147	983	842	729
Gorgés	A	2	1	1	1			2	1		
	I	6	3	1	1	1		1	1		
	G	1	1						1		
	N	56	46	38	30	42	47	64	54	46	38

(1) Spécimens récoltés après la prise d'un repas de sang sur chèvres.

(2) Exactement le nombre de spécimens qui sont susceptibles de se faire recapturer le n^{ième} jour.

— les mâles qui ont pris un repas complet avant leur lâcher, sont dès le lendemain « intermédiaires » et le surlendemain « affamés ». Au sixième jour, la présence d'affamés seulement et le lendemain, l'apparition d'intermédiaires et de gorgés sont dues au fait que la plupart sont venus reprendre un repas le 6^e jour ;

— les mâles qui ont pris un repas incomplet sont plus vite affamés puisqu'ils apparaissent dès le lendemain du lâcher ;

— les ténéaux peuvent attendre, semble-t-il, jusqu'au troisième jour pour prendre leur premier repas ;

— les affamés trouvés « intermédiaires » après leur recapture, le lendemain, représentent sans doute des individus qui ont été lâchés assez tôt, ont pris un nouveau repas et ont été repris assez tard. Le nombre des affamés décroît jusqu'au cinquième

jour, alors que celui des intermédiaires augmente brusquement car la plupart des affamés ont pris, la veille, un nouveau repas ;

— dans le cas des « intermédiaires », le nombre des affamés est faible le quatrième jour et inférieur à celui des « intermédiaires » ce qui suppose que, la veille, bon nombre de mâles ont pris un nouveau repas ;

— enfin les gorgés sont dès le lendemain, soit affamés, soit intermédiaires.

Ces suggestions nous conduisent à la synthèse suivante : le jour de la prise du repas, les mâles demeurent au repos à l'état gorgé ; le lendemain, une partie est passée au stade intermédiaire et l'autre au stade affamé, sans doute en raison d'une digestion plus rapide ou de la prise d'un repas incomplet ; le troisième jour, le mâle peut se trouver encore au stade intermédiaire ; les jours suivants, ils sont affamés et peuvent le demeurer plusieurs jours.

— EVALUATION PAR LA MÉTHODE « STATIQUE ».

Pour vérifier la chronologie de ce processus, une nouvelle expérience a été réalisée. Des mâles et des femelles ont été lâchés dans la forêt de Poa après avoir été marqués dans la forêt du Kou, en utilisant la méthode du double marquage (p. 65). L'observation au repos, la nuit, des spécimens lâchés le jour même, un, deux, trois et quatre jours avant, a été effectuée le vendredi. Peu d'exemplaires ont été recapturés (Tabl. XXXII), mais les résultats corroborent ceux de l'expérience précédente. Le jour du lâ-

TABEAU XXXII

Recapture, la nuit, de mâles et de femelles au repos après avoir été lâchés à l'état gorgé (G), intermédiaire (I) ou affamé (A) dans la forêt classée de Poa (10-28 juin 1968).

Etat au/à la		Nombre de jours après le lâcher									
		0		1		2		3		4	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Lâcher :	G	13	—	3	—	30	—	53	—	—	—
Recapture	G	2	1	1	2	2	—	1	—	—	—
	I	—	—	—	1	2	—	4	2	—	—
	A	—	—	—	—	1	2	2	—	1	—
Lâcher :	I	86	—	100	—	58	—	58	—	—	—
Recapture	G	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—
	I	4	—	1	—	—	—	—	—	1	—
	A	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—
Lâcher :	A	57	—	118	—	84	—	128	—	—	—
Recapture	G	—	—	3	2	1	—	2	—	2	—
	I	—	—	1	—	1	—	1	1	—	—
	A	7	5	2	—	—	—	1	—	1	—

cher n'ont été recapturés que des spécimens dans le même état qu'au lâcher ; le lendemain, il demeure encore des individus dans le même état qu'au lâcher, mais d'autres sont passés au stade suivant ou l'ont déjà franchi. La persistance de gorgés, durant les trois jours qui suivent celui du repas, indique que les mâles peuvent reprendre assez tôt un nouveau repas bien qu'ils n'aient pas entièrement digéré le précédent. Le

fait de se nourrir sans un rythme bien défini des repas explique pourquoi les résultats du tableau XXXI ne permettent pas de mettre en évidence un rythme, comme chez *G. swynnertoni* par exemple (JACKSON, 1933 a). En outre, un problème demeure ; les mâles lâchés gorgés, que l'on retrouve dans cet état jusqu'à trois jours après le lâcher, sont-ils encore gorgés ou ont-ils pris un nouveau repas ?

— EVALUATION PAR LA MÉTHODE DU REPAS D'ORIGINE CONNUE.

Une troisième expérience a été réalisée pour répondre à cette nouvelle question. Des spécimens dans divers états ont été marqués et lâchés ; un certain nombre d'entre eux ont été nourris, au préalable, sur des chèvres ; animaux que nous n'avons pas vus à proximité de la galerie forestière de Poa. Ainsi, l'analyse du sang résiduel des gorgés recapturés pourrait indiquer si l'on a affaire au repas pris avant le lâcher sur chèvre ou s'il s'agit d'un nouveau repas. Sur 22 gorgés recapturés 8 repas seulement ont pu être analysés, mais des individus lâchés affamés ou intermédiaires se seraient nourris sur caprins. Notre expérience a donc échoué, car les glossines du gîte de Poa trouvent quelque part des chèvres, sans doute en aval de la section expérimentale du ruisseau. Il eût donc été nécessaire de marquer le sang ingéré par une autre méthode, par exemple, celle de KNIGHT et SOUTHON brièvement décrite au chapitre II (p. 64).

— Le rythme des repas chez les femelles.

Les femelles ne sortent de leur lieu de repos que pour chercher un hôte ou déposer leur larve. La forte proportion de spécimens capturés avec un œuf dans l'utérus ou avec ce dernier vide (fig. 40) signifie que la femelle, épuisée par l'effort fourni au moment de la larviposition, a besoin de prendre rapidement un repas de sang. Le repas suivant doit être pris quand la larve est au deuxième stade ; la proportion de femelles portant une telle larve est nettement moins élevée que ce que l'on attendrait, eu égard aux durées de développement des différents stades.

Deux explications peuvent rendre compte de cette grande disproportion :

— la femelle est plus active au début du cycle utérin que par la suite et les chances de recapture sont alors plus grandes ;

— la femelle prend un repas après la larviposition et un autre avant l'apparition du stade II ; un troisième repas serait peut-être alors nécessaire.

Conclusions.

L'ensemble des expériences que nous venons de décrire n'ont pas permis de mettre en évidence, chez le mâle, un rythme bien défini des repas. *G. palpalis gambiensis* se nourrirait donc lorsque l'occasion se présente, pendant sa phase d'activité. Dans cet acte doivent être impliqués d'autres stimuli que ceux de la « faim » ; la présence d'un hôte doit induire l'insecte à voler vers lui et ensuite à le piquer. La vitesse de digestion varie en fonction de la quantité de sang ingéré. L'étude des lieux de repos diurnes et nocturnes permettraient de connaître, en outre, la corrélation entre vitesse de digestion et conditions écidioclimatiques. Le problème à résoudre maintenant est de savoir dans quelles proportions *G. p. gambiensis* se nourrit le lendemain et chacun des jours suivant celui de la prise du dernier repas. Il semble d'ores et déjà préférable d'employer une méthode qui permette de prélever un échantillon représentatif, c'est-

à-dire indépendant du comportement de la sous-espèce. Pour ce faire, la méthode du double marquage présente beaucoup d'avantages car, la nuit, il est possible de trouver des spécimens des deux sexes, à tous les stades de réplétion, lorsqu'ils sont capturés au repos.

La femelle prendrait ses repas plus régulièrement : deux ou trois fois par cycle ovaro-utérin, c'est-à-dire, pendant une période de 10 jours environ.

II — Action sur la reproduction

1 — VARIATION DU DEGRE D'INSEMINATION.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, que le degré d'insémination varie avec l'âge (p. 95-96). Nous chercherons maintenant s'il varie dans l'espace et dans le temps.

— Variation saisonnière.

Le sujet n'a été abordé que récemment pour comparer le degré d'insémination en saison sèche et en saison des pluies. « La comparaison a été faite pour les groupes d'âge suivants : Oa, Ob, Oc, I (II et III groupés) et (IV et + groupés). Les différences sont, dans tous les cas, significatives ($p < 0,05$). Les femelles de *G. palpalis gambiensis* présentent un degré d'insémination plus faible en saison sèche qu'en saison des pluies » (CHALLIER, 1968, p. 63).

— Variation en fonction du type de gîte.

Au cours de la dissection des spécimens capturés dans les trois gîtes d'étude, le degré d'insémination a été enregistré pendant les deux saisons (Tabl. XXXIII).

Le test du χ^2 de Pearson, appliqué à chaque groupe d'âge, révèle que les femelles nullipares de la forêt du Kou ont un degré d'insémination significativement plus élevé que celles de la galerie de Poa. En saison des pluies, pour Oa, $\chi^2 = 83,832$ (3 d. d. l.) ; pour Ob, $\chi^2 = 4,901$ (2 d. d. l.) ; en saison sèche, respectivement : $\chi^2 = 32,889$ (3 d. d. l.) et 6,362 (2 d. d. l.).

Aucune différence significative n'a été observée entre le gîte de Poa et celui de Matourkou, sauf pour le groupe d'âge III ($\chi^2 = 6,066$ pour 2 d. d. l.) : nous considérons ce cas comme dû au hasard.

Le degré d'insémination des pares est comparable dans les trois gîtes.

Les faits relatés pourraient signifier que les femelles, durant les premiers jours de leur vie, ont plus de difficultés à rencontrer un partenaire dans un gîte étroit de galerie que dans celui, plus vaste, d'une forêt, soit parce que la densité des mouches ne fournit pas un nombre d'occasions de rencontres aussi grand, dans le premier gîte, que dans le second, soit que les femelles sont moins enclines à sortir de leur retraite dans le premier type d'environnement. La fraction gravide de la population, considérée dans son ensemble, est, en saison sèche, comparable et comprend, en moyenne, 40,5 % de femelles à spermathèques pleines et seulement 0,2 % à spermathèques vides (différence non significative). En saison des pluies, il apparaît une différence significative ($\chi^2 = 9,6721$ pour 2 d. d. l.), avec 45,2 % de femelles à spermathèques pleines pour le gîte du Kou, 43,4 % pour celui de Poa et 34,5 % pour celui de Matourkou.

TABLEAU XXXIII

Comparaison du degré d'insémination dans trois gîtes en saison sèche et en saison des pluies. Spermathèques vides (V), intermédiaires (I) presque pleines (pP), pleines (P).

Age	Forêt classée du Kou					Forêt classée de Poa					Gîte de Matourkou				
	Spermathèques				To- tal	Spermathèques				To- tal	Spermathèques				To- tal
	V	I	pP	P		V	I	pP	P		V	I	pP	P	
SAISON SÈCHE															
Oa	63	156	256	106	571	21	7	26	25	79	16	14	21	20	71
Ob	0	18	33	34	85	0	9	9	3	21	1	3	3	6	13
Oc	0	9	27	32	68	0	2	1	0	3	0	2	3	2	7
I	0	34	37	70	141	1	11	27	31	70	0	10	5	23	38
II	0	24	20	60	104	0	18	18	24	60	0	15	6	11	32
III	0	11	16	41	78	0	6	16	16	38	0	13	8	3	24
IV	1	41	15	24	81	0	19	19	17	55	0	10	6	10	26
V	0	33	12	20	65	0	20	18	20	58	0	14	3	8	25
VI	0	24	10	13	47	0	10	6	15	31	0	7	6	3	16
VII	0	14	10	6	30	0	12	1	7	20	0	3	3	5	11
SAISON DES PLUIES															
Oa	81	112	836	298	1327	43	9	94	17	163	17	6	34	7	64
Ob	1	16	91	120	228	1	2	13	12	28	1	0	4	5	10
Oc	1	10	92	124	227	0	0	8	7	15	0	1	2	5	8
I	3	35	97	131	266	1	13	28	32	74	0	3	14	18	35
II	1	40	88	117	246	0	19	19	42	80	0	0	8	9	17
III	0	28	42	80	150	0	9	11	19	39	0	4	8	8	20
IV	2	49	85	88	224	0	19	21	15	55	0	11	17	6	34
V	1	48	70	93	212	0	14	21	29	64	0	7	9	4	20
VI	0	59	67	86	212	0	12	9	23	44	0	3	11	9	23
VII	0	26	49	48	113	0	10	9	5	24	0	7	6	3	16

2 — VARIATIONS SAISONNIÈRES DU CYCLE OVARO-UTÉRIN.

La méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles, décrite au chapitre III (p. 114-115), doit être mise à l'épreuve pour juger de sa fidélité en toutes saisons. En d'autres termes, il faut comparer l'âge physiologique à l'âge chronologique. Le principe de base de la méthode consiste à marquer et lâcher des femelles nouvellement écloses et à examiner leur âge physiologique à leur recapture, après un nombre connu de jours vécus dans les conditions naturelles.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La première tentative pour comparer l'âge physiologique et l'âge chronologique a été faite sur 720 *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis fuscipes* auct.) marquées et lâchées de juillet à septembre sur une île du lac Victoria (SAUNDERS, 1962).

Dans une expérience du même type, sur la même espèce, sur *G. brevipalpis* et *G. pallidipes*, HARLEY (1966 *b*) a donné une représentation graphique de la relation entre l'âge physiologique et l'âge chronologique (= calendar age). Cet auteur (HARLEY, 1968) a en outre étudié, au laboratoire, la relation entre température et durée de la période interlarvaire.

En savane soudanienne, les grandes variations saisonnières de la température doivent pro-



Fig. 30. — Relation entre l'âge physiologique et l'âge chronologique, du mois de mai (V) 1967 au mois d'avril (IV) 1968, dans la forêt du Kou. Les courbes verticales séparent les groupes d'âge physiologique. Les cercles représentent un groupement de deux ou trois points.

voquer une variation corrélative de la durée du cycle ovaro-utérin. Il est donc nécessaire d'expérimenter durant toute une année.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Pour éviter les effets de la captivité observés par HARLEY (1966 *b*), chez *G. fuscipes fuscipes*, nous avons utilisé des femelles ténéales triées de lots capturés chaque jour, dans la forêt du Kou, du 1^{er} mai au 20 octobre 1967 et du début janvier au 8 mars 1968. Marquées à l'aide de la technique du marquage individuel (p. 64-65), ces femelles ont été lâchées peu après leur capture ; à la recapture, elles ont été disséquées pour déterminer leur âge physiologique. L'âge chronologique, déduit des dates de lâcher et de recapture de chacune, est connu à un jour près puisque la plupart des ténéales prennent leur premier repas le deuxième jour suivant l'éclosion.

Les résultats portés en graphique (fig. 30) montrent une variation importante des intervalles entre ovulations. Il y a une liaison très nette entre ces derniers et les caractéristiques thermiques mensuelles mais il semble qu'en outre, il existe des variations individuelles. A l'aide des valeurs remarquables, nous avons recherché une corrélation graphique entre la date de la première ovulation et les températures maximum et minimum moyennes calculées sur les relevés quotidiens de la période préovulaire, effectués à la station météorologique (fig. 31) de Nasso.

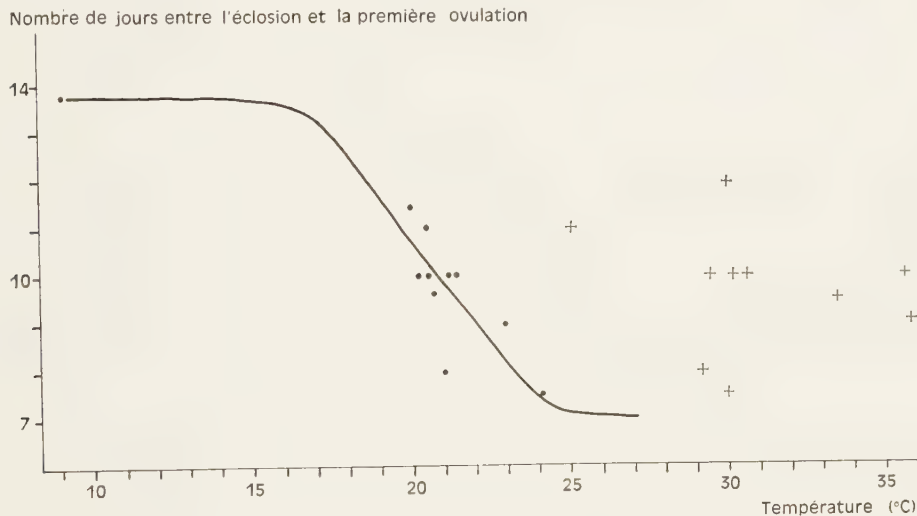


Fig. 31. — Durée de la période s'écoulant entre l'éclosion et la première ovulation en fonction de la température maximum moyenne hebdomadaire (croix) et en fonction de la température minimum moyenne hebdomadaire (points), dans la forêt du Kou.

Le nuage des points ne fait apparaître une corrélation que dans le cas de la température minimum ; il semble logique de construire, dans ce dernier cas, une courbe en S qui s'infléchit sur une asymptote entre 18 et 14°C ; cette dernière valeur est considérée comme le seuil moyen du développement des pupes (*in* GLASGOW, 1963, p. 67).

Pour résumer et donner une valeur moyenne de la période préovulaire au cours de l'année (Tabl. XXXIV), les mois ont été groupés en fonction de la température minimum moyenne.

TABLEAU XXXIV

Durée du premier cycle ovarien chez les femelles de *G. p. gambiensis*
de la forêt classée du Kou, en fonction de la température minimum (tn)
moyenne mensuelle (période 1964-1967).

Nombre de jours entre éclosion et première ovulation							
14-12 jours		12-10 jours		10-8 jours		8-7 jours	
Mois	tn (C°)	Mois	tn (C°)	Mois	tn (C°)	Mois	tn (C°)
Janv.	10,5	Octob.	19,5	Juil.	21,0	Avril	22,1
Décemb.	11,5	Sept.	20,2	Juin	21,5	Mai	23,0
Février	13,3	Août	20,7				
Novemb.	15,2						
Mars	16,3						

La durée de la période interlarvaire peut être estimée entre 7 jours en avril et aux environs de 12 jours en décembre-janvier.

Pour *G. fuscipes fuscipes* maintenue au laboratoire, HARLEY (1968) a établi la droite de régression de la période interlarvaire en fonction de la température moyenne ; à 28° C la durée est de 7 jours et vers 22° C, 12 jours ; ces durées ont été observées dans la forêt du Kou pour les températures mensuelles moyennes relevées à la station météorologique de Nasso, de 1965 à 1967 : 29,2° C en avril et 21,9-22,2° C en décembre-janvier.

Conclusions.

La fécondité, facteur important de l'abondance de l'espèce, dépend étroitement de la température du milieu. Si l'on peut considérer qu'en tous gîtes et en toutes saisons, toutes les femelles sont fécondées avant le terme normal de la période préovulaire, on doit noter l'importance de la variation du taux de reproduction, élément qu'il faudra prendre en considération dans une étude de la dynamique des populations.

Les caractéristiques mises en évidence pour *G. palpalis gambiensis* corroborent les observations faites sur *G. fuscipes fuscipes*, sous-espèce voisine et d'écologie comparable.

La variation annuelle de la température moyenne mensuelle, caractéristique du macroclimat, rend assez bien compte de la variation du rythme ovulaire.

III — Action sur les stades préimaginaux

Après la larviposition, la larve de troisième stade ne vit librement que quelques minutes avant de s'enfoncer dans le sol. Durant ce court laps de temps, seuls quelques prédateurs peuvent lui porter un coup fatal. Devenue rapidement immobile après le durcissement du tégument, la pupe demeure alors exposée, jusqu'à l'éclosion, aux conditions climatiques et édaphiques.

L'environnement des pupes comprend un complexe de :

— facteurs liés au sol : composition, texture et écidioclimat ; ce dernier est sous

la dépendance des conditions d'exposition aux influences atmosphériques (température, humidité, évaporation, insolation) ;

— et de facteurs biotiques : la végétation qui abrite le gîte et les ennemis naturels.

Nous étudierons successivement :

- les lieux de reproduction,
- la durée du stade pupal,
- la mortalité,
- l'éclosion.

1 — LES LIEUX DE REPRODUCTION.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La recherche des pupes, dans la nature, a suscité depuis longtemps un grand intérêt, comme le prouvent les synthèses publiées sur ce sujet (*in* HEGH, 1929, p. 485-649, et *in* BUXTON, 1955, p. 345-351, 389-394).

Nous rappellerons seulement les faits observés dans le sous-genre *Nemorhina*. A la suite de la première découverte des gîtes à pupes de *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.) (MINCHIN, 1906 ; BAGSHAW, 1908), les auteurs ont prospecté des lieux caractéristiques (« breeding spots »). CARPENTER (1919, 1920) et FISKE (1920) ont travaillé sur les rives du lac Victoria où les lieux ombragés, sous les buissons, les arbres et les herbes, sur les plages, sous les racines et les rochers, dans les trous d'arbres, l'humus et les sables grossiers sont autant de lieux favorables qui attirent les femelles pour y déposer leur larve. Ces lieux sont concentrés (« loci » de CARPENTER, 1919) ou dispersés dans l'habitat de l'espèce.

FISKE (*loc. cit.*) et DUKE (1919) ont mis en évidence le rôle de la variation du niveau de l'eau des cours d'eau et des lacs qui noie les gîtes pendant la période pluvieuse de l'année.

Des espèces végétales ont été citées comme étant très attractives pour les femelles gestantes, telles *Elaeis guineensis* pour *G. p. gambiensis* (YORKE et BLACKLOCK, 1915 a), et en Ouganda, les branches de *Chlorophora* sp. qui sont cassées par les éléphants mais qui résistent aux termites (CHORLEY T. W., 1944).

Des pupes ont été signalées en des lieux assez inattendus : au Cameroun, près de la mangrove de Douala, sous l'écorce des arbres, jusqu'à 3,50 m du sol, dans des mousses, des fougères poussant entre les branches en fourches ; en Ouganda, sous des *Allophylus* sp. (BAGSHAW *in* HODGES, 1909) ; à la base des bananiers et parmi les cannes à sucre (SYMES et SOUTHBY, 1938).

Les auteurs ont distingué des « grands gîtes de reproduction » et des « points dispersés ». Ces derniers ont été signalés pour *G. palpalis gambiensis* au Liberia (BEQUAERT, 1946) et au Sierra Leone (SQUIRE, 1950), parfois à plusieurs kilomètres d'un point d'eau. C'est aussi le cas de *G. fuscipes* trouvée à 1 500 mètres (SCHWETZ, 1922) et même jusqu'à 19 km (CHORLEY T. W., 1944), quelquefois en des points peu ombragés (SYMES, 1935 ; NASH, 1948).

L'existence de tels lieux de reproduction nous incite à être prudent lors d'une étude quantitative.

ROUBAUD (1909, p. 113) avait déjà écrit : « Toutefois nous ne pensons pas que celle-ci (la glossine mère) choisisse ses endroits de pont d'une façon spéciale ; les larves sont très certainement évacuées au hasard ainsi que Brumpt l'a d'ailleurs exprimé. Les lieux de ponte observés par Zupitza et Bagshaw, où l'on trouve réunies les pupes sur un petit espace, ne nous paraissent pas des endroits choisis par la sollicitude des femelles, mais simplement des zones où, sous l'influence de tropismes divers, celles-ci fréquentent plus volontiers ».

BUXTON (1955, p. 346) a aussi fait remarquer que l'observateur humain «... est guidé par convention ou par la facilité d'accès, cependant, la majorité des pupes dans le voisinage peut être déposée en de nombreux petits points qui sont rarement découverts ».

Pour renforcer cette opinion, nous mentionnerons le travail de JACKSON (1937) au Tanganyika. Les pupes de *G. morsitans* ont été recherchées en examinant, dans une aire de 6 688 m²,

chaque touffe d'herbe et la base de chaque plante, arbre ou buisson. Il trouva seulement une puppe vivante et 18 pupariums vides dans les lieux non considérés comme de bons gîtes, mais il calcula que, si cette très faible densité se maintenait sur les 885 ha qui hébergaient l'espèce, la population pupale pourrait atteindre 12 000 individus.

Les lieux de reproduction subissent un changement saisonnier. Au Ghana, ils sont éloignés de la galerie en saison des pluies (POMEROY et MORRIS, 1932). SWYNNERTON (1936) a observé une concentration des pupes au moment de la chute des feuilles. Au Nigeria du nord, NASH et PAGE (1953) ont trouvé, en saison des pluies, les pupes de *G. palpalis palpalis* dans la savane proche de la galerie forestière, mais aucune dans les lieux qui étaient productifs en saison sèche ; les individus trouvés en bordure de la forêt seraient, cependant, l'exception (PARKER, 1958). De tels changements sont connus aussi pour *G. morsitans submorsitans* au Nigeria du nord (NASH, 1939, 1940, 1942), pour *G. morsitans morsitans* (GLASGOW, 1961 a), pour *G. tachinoides* (NASH, 1939, 1942, 1948). Au Sierra Leone, *G. palpalis gambiensis* (*palpalis* auct.) se reproduit dans des lieux dispersés lorsque le lit des rivières est inaccessible en saison des pluies. Enfin, BUXTON (1955, p. 351) ajoute qu'« on peut supposer qu'il se produit un léger mouvement local ou même une complète évacuation des rives d'un petit ruisseau le long de la bordure nord de la distribution de *G. palpalis* en raison de la sévérité de la saison sèche ».

La dispersion ou la concentration des pupes dans un gîte est un effet du comportement de la glossine mère. Au laboratoire, la femelle de *G. palpalis palpalis* (PARKER, 1956 a), placée devant un choix, préfère les objets sombres ou les emplacements ombragés, les surfaces rugueuses, le sol de forêt plus sombre et plus aéré chargé en humus, les lieux secs et dont la température ne diffère pas trop de celle du gîte. Ce choix permet ainsi à la larve qui présente une réaction photonégative, de se trouver dans un lieu, à l'abri des rayons solaires et de s'enfoncer plus facilement dans un sol à éléments grossiers.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous n'avons pas organisé de recherche approfondie des pupes, mais nous avons procédé à un échantillonnage dans la forêt du Kou, en saison sèche, dans la bande de terrain située entre les deux cours d'eau (fig. 13). Ce terrain comprend des sables fins, purs ou mélangés à des débris végétaux et de l'humus. En certains endroits, le sol est meuble : sous le pont, sur les bancs de sable, sous les buissons, entre les racines des grands arbres, sous les souches en train de pourrir. La recherche a eu lieu une première fois en novembre puis une autre fois en décembre.

En novembre, les pupes ont été trouvées :

— Sous le pont, contre la culée ouest, sur une aire de 40 cm de largeur et 3 m de longueur, où le sol, très meuble, est constitué de sable et de débris végétaux, à 3-4 cm de profondeur ; les 11 pupes récoltées, mises en élevage, ont éclos pendant 17 jours ; cette longue période signifie que le gîte est fréquenté par une femelle tous les jours ou tous les deux jours. La densité est de 10 pupes au m² environ.

— Au pied d'un grand arbre, au bord d'un sentier, 20 pupes ont été déterrées à moins de 3 cm de profondeur ; l'aire de concentration, située entre le départ de deux racines, a une forme de triangle isocèle de 40 cm de hauteur et 50 cm de base et contient une terre noire meuble et chargée de matières organiques. 19 spécimens ont éclos pendant 21 jours, ce qui indique que le gîte est fréquenté par une femelle par jour environ. La densité est de 200 pupes au m².

— De nombreux autres endroits ont été fouillés : sous les troncs abattus, les branches basses, entre les racines, sous les jeunes palmiers ; tout a été négatif, sans doute parce que le sol était encore imbibé d'eau.

En décembre, les lieux qui n'avaient rien produit un mois auparavant ont fourni,

pendant quatre jours de recherche, 57 pupes et un puparium vide à des profondeurs variables : sous les branches basses, entre les racines, dans le sable, sous les feuilles mortes à la surface du sol qui paraissait moins mouillé qu'au mois précédent. Près de l'eau, rien n'a été trouvé. Trois spécimens ont été retirés de l'humus accumulé sous un tronc abattu.

A l'occasion d'une enquête effectuée, en décembre, dans l'ouest de la Haute-Volta, un gîte de concentration a été découvert entre les racines qui s'étalent jusqu'à 2 m autour du tronc d'un grand arbre ; le feuillage fournit assez peu d'ombre au sol constitué de sable grossier, mélangé à des petits cailloux ; 23 pupes ont été extraites et un puparium contenait un imago mort et desséché. Les éclosions de ce lot, au laboratoire, ont eu lieu pendant 42 jours ; la fréquentation du gîte peut être estimée à une femelle tous les deux jours.

Dans une autre localité de l'ouest voltaïque, une pupa a été trouvée à même le sol, en soulevant une feuille morte. Cette découverte, tout à fait fortuite, suggère que bon nombre de pupes doivent se trouver ainsi dispersées à l'ombre des galeries forestières.

Conclusions.

La notion de concentration-dispersion paraît bien être toute relative. Dans la forêt du Kou, le changement de lieux observé en début de saison sèche est en quelque sorte l'inverse de ce qu'on voit généralement ; en décembre, les points de récolte étaient plus nombreux qu'en novembre, mois plus proche de la fin de la saison des pluies. Cette situation paradoxale s'explique si l'on tient compte des observations de PARKER (1956 *a*) selon lesquelles la femelle est capable de choisir un lieu à son goût : à l'ombre, sol sec et grossier, etc... Il est donc possible qu'en saison des pluies et au début de la saison sèche, certains lieux ne sont pas fréquentés par les femelles parce que le sol est trop mouillé.

La répartition des lieux de reproduction dans un gîte est donc déterminée par le choix de la femelle qui est tout d'abord attirée par un endroit sombre et ensuite « tâte le terrain ». En saison des pluies, la végétation épaisse et le temps couvert dispensent une lumière atténuée et uniforme ; les femelles déposent alors leur progéniture un peu partout car la température et l'humidité varient très peu dans l'espace. En saison sèche, le feuillage est beaucoup moins épais ; la lumière pénètre beaucoup mieux ; les coins sombres contrastent fortement et attirent les femelles. Mais il semble bien que les points de forte concentration sont exceptionnels et ce d'autant plus que, dans l'absolu, ils sont assez peu fréquentés, comme le montrent les estimations données plus haut.

2 — LA DUREE DU STADE PUPAL.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Peu de travaux ont été consacrés à la durée du stade pupal dans les conditions naturelles. CARPENTER (1919) donne une durée maximum de 55 jours pour *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.) sur les rives du lac Victoria, tandis que SYMES et SOUTHBY (1938) ont obtenu 44 et 52 jours dans le golfe de Kavirondo, en isolant des pupes qu'ils avaient vues déposer par des femelles.

Des relevés de température ont été faits à 12,5 mm et 38 mm de profondeur, au Nigéria du Nord (NASH et PAGE, 1953), pendant trois ans.

Après une étude (JACKSON et PHELPS, 1967) du régime thermique des lieux de reproduction de *G. morsitans orientalis* Vanderplank, PHELPS et BURROWS (1969 *b*) ont recherché la corréla-

tion entre la durée du stade pupal et les conditions de température constante. Ils ont ensuite essayé de prédire cette durée en utilisant la moyenne des températures ($1/2$ (max. + min.)) d'un « écran de Stevenson », relevées quotidiennement. Leurs estimations ne présentent que 5 % d'erreur, mais les auteurs ont constaté qu'aux fortes températures, il y aurait un retard entre l'achèvement du développement et l'éclosion (PHELPS et BURROWS, 1969 c).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Comme nous n'avons pas recherché systématiquement tous les gîtes à pupes de la forêt classée du Kou, nous avons choisi comme terrain expérimental deux types de sol caractéristiques, situés à l'ombre : l'un constitué du sable fin d'un banc, dans le lit du Kou, l'autre, près de la station entomologique, contenant une forte proportion d'humus ; ce dernier était, en outre, éloigné de la rivière pour ne pas être inondé en saison des pluies.

Pendant un an, des pupes d'élevage ont été placées, au gré de la production quotidienne, le jour de leur naissance, dans le sol, à 2, 4 et 8 cm de profondeur. Les techniques utilisées ont été décrites au chapitre II (p. 67).

— Gîte de type terreux.

En raison de la faiblesse des effectifs, les résultats ont été groupés par mois (Tabl. XXXV). Pour les pupes placées en terre, la durée du stade pupal diffère significativement de celui des femelles, tous les mois, sauf en février et en juin, sans doute en raison des très petits effectifs. Cette différence est de 2,1 jours, en moyenne, avec des extrêmes de 1,0 à 3,0 jours. Nous rappelons qu'au laboratoire, les différences sont comprises entre 1,0 et 2,6 jours (p. 120). BUXTON (1955, p. 383) signale des valeurs comprises entre 1,0 et 2,2 jours.

TABLEAU XXXV

Durée du stade pupal des mâles et des femelles placées dans la terre et le sable de la forêt du Kou pendant une année. Moyenne des températures mensuelles relevées de 1965 à 1967 à la station météorologique officielle.

Mois	Durée moyenne du stade pupal (jours)			Températures		
	Pupes dans la terre			Pupes dans le sable		
	Mâles	Femelles	« F »	Mâles	Femelles	Min. Moy. Max.
I	46,1 (14) ¹	44,0 (20)	22,98 *	39,5 (2)	37,2 (8)	10,5 22,0 33,5
II	37,2 (6)	34,8 (11)	4,86	33,0 (9)	30,9 (9)	13,3 25,0 36,7
III	32,5 (18)	30,9 (21)	9,30 *	30,4 (12)	30,1 (10)	16,3 26,6 36,8
IV	31,8 (18)	29,8 (21)	34,82 *	30,9 (7)	29,1 (15)	22,1 29,1 36,0
V	31,7 (19)	29,7 (19)	17,36 *	—	—	23,0 29,0 35,0
VI	31,0 (9)	30,0 (6)	1,56	—	—	21,5 26,8 32,1
VII	32,8 (32)	31,2 (50)	36,76 *	—	—	21,0 25,7 30,4
VIII	33,7 (38)	31,4 (49)	34,99 *	—	—	20,7 24,3 28,8
IX	32,5 (29)	30,3 (40)	23,58 *	—	—	20,2 25,3 30,5
X	36,5 (26)	33,5 (39)	13,30 *	—	—	19,5 26,2 32,8
XI	39,0 (31)	36,1 (36)	31,22 *	—	—	15,2 24,8 34,4
XII	—	—	—	—	—	11,5 22,3 32,7

* Valeur de « F » significative au seuil $P = 0,05$.

¹ () = nombre de spécimens.

Les valeurs extrêmes observées sont : 29-50 jours pour les mâles et 26-46 jours pour les femelles.

Il existe également, entre mois, des différences significatives : pour les mâles $F = 93,07$ et pour les femelles $F = 99,69$.

L'analyse, pour les spécimens placés dans le sable, n'a pas été faite car les résultats ne sont pas en nombre suffisant ; le 29 mai 1968, le banc de sable a été entièrement inondé. On peut noter, toutefois, que la différence de durée entre les deux types de gîtes diminue de janvier à avril : pour les mâles de 6,6 jours à 0,9 jour et pour les femelles de 6,8 jours à 0,7 jour, toujours en faveur du gîte sablonneux.

La cause de ces variations locales doit sans doute être recherchée dans une différence de conduction, de capacité calorifique des matériaux du sol ou encore d'exposition au rayonnement solaire. Les durées s'étalent généralement sur 4-7 jours, mais elles le font jusqu'à une douzaine de jours en octobre.

Dans les dernières colonnes du tableau XXXV ont été portées les températures relevées à la station officielle. La liaison entre durée du stade pupal et température n'apparaît pas ; le nuage des points pour la saison sèche et celui pour la saison des pluies ne coïncident pas ; on obtient, par exemple, pour 25,0° C en février, 37,2 jours et pour 24,3° C en août, 33,7 jours.

Nous avons essayé d'utiliser les températures enregistrées sur un thermographe et avons considéré des moyennes pentadaires. On constate le même fait que pour la relation entre durée et températures de la station météorologique. Il y a, dans ce cas également, divergence des nuages de points.

Il faut en déduire que la moyenne des températures, telle qu'elle est calculée, est inadéquate pour rendre compte des faits. En effet, la méthode qui consiste à prendre comme moyenne la température médiane, $1/2$ (max. + min.), donne trop d'importance aux températures diurnes ; en d'autres termes, la partie de la courbe de température, située au-dessus de la médiane, est bien souvent loin d'équivaloir, en durée, celle qui est située au-dessous.

Afin de cerner de plus près ce problème, il a été procédé à des mesures de températures pour connaître l'écidioclimat au sol, à 2 cm, 4 cm et 8 cm de profondeur (fig. 32). Une sonde à thermistance (voir technique p. 43) a été placée près des pupes, dans la terre, de 6 h ou 9 h jusqu'au lendemain midi, en janvier (2 fois), en février, avril, mai et juin (1 fois). L'amplitude thermique est la plus grande durant les mois frais (janvier et février) et elle est d'autant plus grande que le point de mesure est plus près du sol. Plus la couche de terre est épaisse et plus la température est amortie. Il y a donc un moment de la journée où l'ordre des températures s'inverse. Il existe une « inversion ascendante », le matin, vers 9 h et une « inversion descendante », le soir, vers 18-19 h.

C'est pour le mois durant lequel l'amplitude est la plus faible et les différences entre les diverses profondeurs les moindres que l'on peut établir une comparaison valable ; au mois de juin, la température moyenne, pour les trois profondeurs, est de 25,3° C alors que la durée du stade pupal moyenne pour les deux sexes, est de 30,5 jours ; dans le graphique de HARLEY (1968), cette dernière durée, pour *G. fuscipes*, correspond à une température de 25,4° C. On pourrait considérer ce parfait accord comme un « effet heureux » du hasard car la température n'a été relevée que durant un jour, mais en fait, il semble proche de la réalité car, en saison des pluies, les variations thermiques sont faibles.

L'humidité relative dans le sol de la forêt (terre et sable) n'a été mesurée que pendant quatre jours en janvier et février, à l'aide de la technique décrite au chapitre

II (p. 44-45). Dans le gîte éloigné de la rivière (humus), elle a varié de 70 à 90 % la nuit et de 41,5 à 83 % le jour, alors qu'au sol nous avons relevé des valeurs comprises entre 74 % à 6 h et 10 % vers 15 h. Dans le banc de sable du lit de la rivière, elle varie de 100 à 55 % le jour, alors qu'au sol les valeurs sont identiques à celles du gîte précédent.

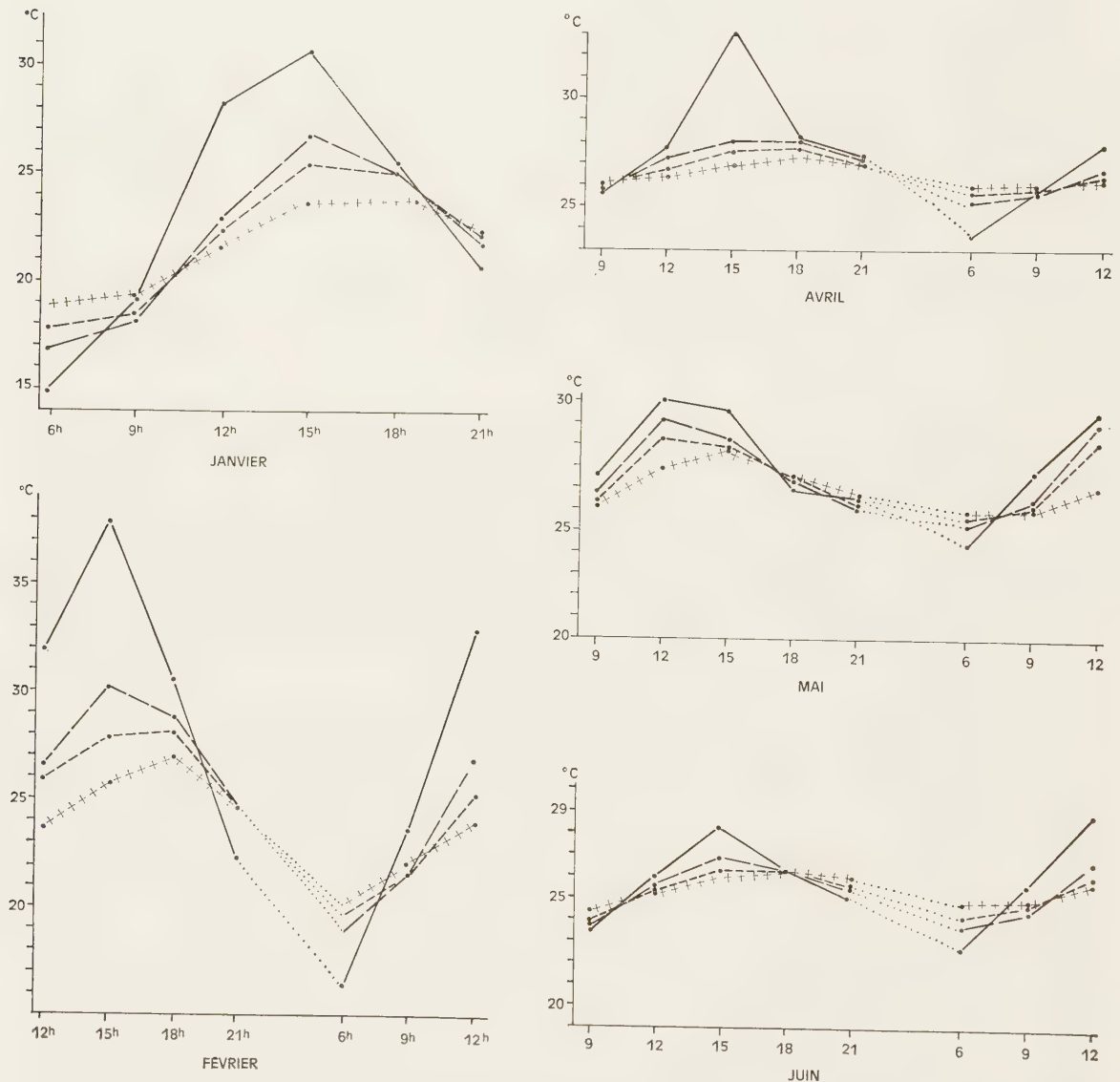


Fig. 32. — Température relevée au gîte pupal d'étude, dans la forêt du Kou : au sol (trait plein), à 2 cm de profondeur (longs tirets), à 4 cm (courts tirets), à 8 cm (croix), dans un terrain chargé d'humus.

Ces quelques sondages, durant la saison sèche, montrent que l'humidité relative, dans le sol, est nettement plus élevée que celle de l'atmosphère et qu'elle ne demeure inférieure à 60 % que pendant les heures chaudes de la journée, entre midi et 16 h environ.

Il semblerait, en outre, que les conditions sont très variables d'un point à l'autre, mais les lieux proches de l'eau demeurent très humides.

— Gîte de type sablonneux.

L'expérimentation dans ce gîte n'a duré que quatre mois en raison des inondations. La durée du stade pupal est différente de celle observée dans le gîte en sol terreux mais la différence diminue du mois de janvier au mois d'avril ; de 6,6 jours à 0,9 jour pour les mâles et de 6,8 jours à 0,7 jour pour les femelles (Tabl. XXXV). Les températures relevées en janvier et février sont plus hautes que celles du sol terreux : de 0,4° C en moyenne, en janvier, et de 0,9° C en février, mais inférieures de 0,3° C en avril. Les données climatiques ne concordent pas avec les faits « biologiques ». Il semble que la seule explication possible est que le lieu du relevé de la température n'est pas représentatif de l'écidioclimat réellement supporté par les pupes.

Conclusions.

La durée du stade pupal dépend étroitement de la température, mais il existe, aussi, une variabilité individuelle.

L'écidioclimat de la pupa est déterminé par la nature du terrain et l'insolation du gîte. Cette température est, en général, rarement défavorable car la mère choisit un endroit ombragé que protège encore une couche de terre, d'humus ou des feuilles sèches. La profondeur de la pupa ne paraît pas influencer beaucoup la durée du stade, sans doute, grâce au mécanisme de compensation mis en jeu par le cycle nyctéméral du rayonnement : le jour, rayonnement solaire en surface et, la nuit, rayonnement du sol en profondeur.

3 — LA MORTALITÉ PUPALE.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La mort d'une pupa peut avoir pour cause : une vitalité insuffisante, l'attaque d'un prédateur, l'infestation par un parasite, les fortes chaleurs, une humidité trop basse, la noyade ou l'asphyxie par une submersion prolongée.

— Expériences de laboratoire.

BUXTON et LEWIS (1934) ont observé, chez *G. tachinoides*, une mortalité plus élevée à 30°C qu'à 24°C. La température tolérée varie avec l'âge de la pupa ; 4°C sont fatals à courte durée.

La température-limite inférieure, au-dessous de laquelle il n'y a plus de développement, a été estimée à 18°C (BUXTON, 1955, p. 384) alors que pour *G. palpalis*, MELLANBY K. (1936) donne 20°C. D'autres auteurs (POTTS, 1933 ; BUXTON et LEWIS, *loc. cit.* ; JACK, 1939) ont étudié les effets des basses températures, mais c'est à BURSELL (1960 a) que l'on doit une étude approfondie du métabolisme des graisses ; le seuil réel du développement peut être 4°C... « mais le développement ne pourrait jamais parvenir à son terme à cette température parce que les réserves de graisse, même chez les plus grandes espèces, seraient totalement inadéquates ». Les basses températures ne sont donc pas sans action sur la mortalité, comme le montre l'expérience de l'auteur réalisée à 2° et 6°C.

La température agit aussi par l'intermédiaire de la mère, laquelle, à température élevée, donne des larves plus légères et donc moins viables en raison des pertes hydriques relativement importantes (BUXTON et LEWIS, *loc. cit.*).

Après les travaux de BUXTON et LEWIS (*loc. cit.*), BURSELL (1958) a entrepris une étude très approfondie de la perte d'eau et de ses modalités et a découvert que les espèces présentent des aptitudes différentes à résister à la dessiccation.

Des expériences anciennes ont montré « ... que les tonnelets de la *palpalis* ne peuvent résister à une submersion quelque peu prolongée, dans l'eau » (*in* ROUBAUD, 1909, p. 115). Mais les pupes paraissent assez résistantes (CARPENTER, 1912) et ce sont les jeunes qui sont le plus rapidement tuées (BUXTON et LEWIS, *loc. cit.*) ; ainsi, des pupes de 5 jours survivent à 6 heures de submersion mais sont tuées lorsqu'elles sont âgées de 24 heures. Les délais de survie observés par NASH (1933 a) sont plus longs mais la mort survient dans le cas de 4 jours de submersion.

— Travaux sur le terrain.

Dans la nature il peut arriver que les conditions léthales de température soient réalisées. FISKE (1920) rapporte que les herbes fanées, la défoliation par les chenilles et le bris des branches par le gibier sont autant de causes agissant sur les rives du lac Victoria. En Zambie, LLOYD (1916) a trouvé une mortalité pupale plus élevée dans les aires brûlées que dans celles qui ne l'étaient pas et CHORLEY (1929) mentionne une région de Rhodésie dans laquelle la température du sol atteint 44 à 48°C.

Au Nigeria du nord, la mortalité des pupes de *G. morsitans submorsitans* a été estimée en fonction des conditions du microenvironnement ; elle s'accroît rapidement entre 32,2 et 35,6°C ; cette dernière température constitue le seuil au-delà duquel aucune pupa n'est trouvée (NASH, 1939).

Plus récemment, JACKSON et PHELPS (1967) ont présenté une étude des régimes de température dans les gîtes de *G. morsitans orientalis*.

L'humidité d'un gîte est toujours assez élevée malgré l'apparence de sécheresse ; l'atmosphère inter-particulaire du sol est proche de la saturation (BUXTON, 1936 ; MELLANBY K., 1936 ; NASH, 1942).

Un excès d'eau est néfaste aux pupes. A 10-15 % d'eau, la mortalité de *G. morsitans* est faible, mais elle est forte entre 20 et 35 % ; au-dessus de cette dernière valeur, on ne trouve plus de pupes ; le film d'eau, entre les particules du sol, enveloppe le puparium et prend la place de la phase gazeuse indispensable à la respiration ; la mort survient par asphyxie (NASH, 1939).

A l'acmé des pluies, certains gîtes de reproduction sont submergés : bois ou forêts inondés, montée du niveau des lacs et des mares, lessivage des bancs de sable dans le lit des cours d'eau (DUKE, 1919 ; FISKE, 1920 ; POMEROY, 1930 ; SWYNNERTON, 1936, p. 157 ; NASH, 1939).

Enfin, les pupes sont exposées à l'action des parasites et des prédateurs. Au Tanganyika, une perte de 29 % parmi les pupes de *G. morsitans* a été attribuée aux prédateurs (JACKSON, 1937, 1949). Nous reprendrons ce sujet plus loin dans ce chapitre.

Nous avons déjà vu précédemment que la continuité de la reproduction est assurée, toute l'année, grâce à un changement des lieux de reproduction choisis par la femelle ; celle-ci, en effet, a la faculté de réagir à des stimuli sensoriels (lumière, humidité, température, nature du sol) qui la guident vers des conditions favorables à la survie de sa progéniture (PARKER, 1956 a, 1956 b).

Nous terminerons ce rappel bibliographique par la conclusion de BUXTON (*op. cit.*, p. 393) : « ... D'après les résultats obtenus au laboratoire et sur le terrain il apparaît que les conditions physiques sont favorables dans la majorité des lieux de reproduction de la plupart des parties de l'Afrique ; il semble probable que, dans la plupart des circonstances, la mortalité est basse ».

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les mêmes lots de pupes qui ont été placés dans divers points de la forêt du Kou, lors de l'expérience décrite plus haut, sur la durée du stade pupal, ont été extraits

du sol après l'échéance des éclosions. Les pupes ont été recherchées sur les petits plateaux (voir technique p. 67-68) et dans la terre environnante. Pour chaque mois d'observation, ont été distinguées des pupes mortes, des disparues et celles qui ont donné des mâles ou des femelles (Tabl. XXXVI).

TABLEAU XXXVI

Bilan démographique de lots de pupes placées en terre (A) et dans le sable (B),
au gîte de la forêt du Kou.

Gîte	Mois	Nombre de pupes	%	%	Nbre écloses		% non observés
					Mâles	Femelles	
(A)	I-II	81	8,6	0	21	32	25,9
	III	83	14,5	0	17	31	27,7
	IV	52	3,8	0	18	21	21,2
	V	73	10,0	17,8	22	22	10,0
	VI-VII-VIII	243	7,0	10,7	80	109	4,5
	IX-X-XI	285	7,0	18,9	86	113	4,2
(B)	I-II	45	4,4	6,7	10	10	31,1
	III	85	9,4	11,8	14	10	50,6
	IV	33	0	6,7	7	14	30,3

— Pupes placées dans la terre.

Aucune différence significative ($\chi^2 = 7,460$ pour 5 d. d. l.) entre les mortalités mensuelles n'a pu être mise en évidence, mais on doit noter que le plus fort pourcentage, au mois de mars (14,5 %), doit bien correspondre à l'action des conditions les plus défavorables de l'année.

Le nombre des pupes disparues est nul pendant la saison sèche, alors qu'il devient important durant la saison des pluies et le début de la saison sèche ; la différence entre mois est significative ($\chi^2 = 50,314$ pour 5 d. d. l.). La proportion des « écloses » et « non écloses » à 2, 4 et 8 cm de profondeur, ne diffère pas ($\chi^2 = 0,867$ pour 2 d. d. l.). La disparition est certainement due à l'activité d'un prédateur abondant en saison des pluies. Nous soupçonnons une espèce de gros grillon qui a détérioré les cages d'éclosion (voir p. 67). L'hypothèse d'une perte au cours de la manipulation semble devoir être écartée.

Sauf dans le cas du mois de mai, le nombre de femelles a toujours été supérieur à celui des mâles. Or, on sait que la sex-ratio primaire est 1 ; il y aurait donc une mortalité différentielle, mais on ne peut affirmer qu'elle existe réellement car les pupes mises en expérience proviennent d'un élevage ; nombre de pupes produites ont une taille inférieure à celle des produits sauvages et, comme les mâles sont plus petits que les femelles, on peut supposer que la mortalité due à un défaut de vitalité, affecte plus particulièrement les premiers.

La proportion des imagos éclos, mais non observés, varie très significativement au cours de l'année ($\chi^2 = 110,808$ pour 5 d. d. l.) ; sans écarter l'action d'un prédateur, l'explication la plus plausible est la mort par dessiccation (pour les conditions d'humidité, voir p. 159). En effet, beaucoup de pupes ont été trouvées sèches dans le puparium, mais d'autres, qui ont pu éclore, sont mortes épuisées avant d'atteindre la surface du sol. Des imagos morts ont été observés dans le puparium ouvert et d'autres,

dans la couche de terre. En saison sèche, certains individus peu viables ont perdu beaucoup d'eau et épuisé leurs réserves pendant leur vie sédentaire mais ont pu, néanmoins, se développer jusqu'au terme et c'est au moment du passage à la vie active d'imago, à l'éclosion, que se produit l'effort fatal : pour certaines, dans l'acte de l'éclosion, pour d'autres, en montant à travers le sol et enfin, pour celles qui réussissent à se libérer du sol, durant les premiers jours de la vie imaginale.

Il n'existe aucune différence significative de la proportion des pupes écloses ou non écloses aux profondeurs expérimentées ($\chi^2 = 0,867$ pour 2 d. d. l.).

— Pupes placées dans le sable.

Avant l'inondation du gîte, le 29 mai, quelques observations ont pu être faites ; la principale différence de ce gîte avec le précédent est que, durant les premiers mois de l'année, le pourcentage des « disparues » n'est pas nul. Aux divers types de gîtes correspondent des conditions d'environnement différentes.

Conclusions.

Les causes de la mortalité pupale sont diverses et agissent à des degrés différents selon la saison. La forte évaporation de saison sèche provoque la mort par dessiccation alors qu'en saison des pluies, l'asphyxie par noyade affecte une partie de la population. Les prédateurs et parasites seraient très abondants, les premiers au début des pluies et les seconds au moment des fortes pluies, lorsque l'évaporation est très basse et favorise la croissance des moisissures.

La mortalité, au cours des stades préimaginaux, doit jouer un rôle très important dans la dynamique des populations.

Nos expériences ont été limitées dans l'espace et la forêt du Kou n'est pas représentative des galeries forestières de la savane soudanienne ; on peut, néanmoins, considérer que tous les facteurs mis en évidence jouent un rôle dans tous les types de gîte.

La différence entre gîtes provient surtout des conditions climatiques locales qui règnent dans la galerie et qui sont liées au terrain, au couvert végétal et à l'hydrologie.

4 — LES HEURES D'ECLOSION.

L'éclosion est un acte difficile à observer dans la nature, aussi, peu de travaux ont été consacrés à son étude (Buxton, 1955, p. 394). Dans les mêmes conditions expérimentales que celles décrites dans les paragraphes précédents, les imagos éclos ont été, plusieurs fois par jour, retirés des cages placées au-dessus des lots de pupes. Afin d'analyser de grands effectifs, nous avons considéré quatre tranches horaires de trois heures, entre 6 h et 18 h (Tabl. XXXVII). Quelques spécimens, éclos la nuit, ont pu être comptés dans la tranche des 6-9 h, mais leur nombre est considéré comme négligeable. Pour chaque mois, a été testée l'hypothèse d'une répartition égale des éclosions entre les quatre tranches horaires. Tous les χ^2 de Pearson sont très significatifs (dernière colonne du tableau).

La comparaison entre mois a été faite en calculant le χ^2 résiduel d'homogénéité ; ce dernier est obtenu en faisant la somme des χ^2 mensuels dont on a retranché le χ^2 cal-

culé sur les totaux annuels des tranches horaires (dernière ligne du tableau), soit : 91,852, valeur très significative pour : $33 - 3 = 30$ d. d. l. Au cours de l'année, les éclosions ne se répartissent pas de la même façon durant la journée.

TABLEAU XXXVII

Heures d'éclosion des glossines mâles et femelles dans la forêt classée du Kou.
Observations sur des pupes d'élevage placées à 2, 4 et 8 cm de profondeur
durant les 12 mois de l'année.

Mois 1968	Tranches horaires				χ^2 ⁽¹⁾ 3 d.d.l.
	6 - 9	9 - 12	12 - 15	15 - 18	
F	3	13	11	9	6,220 *
M	6	11	1	0	17,111 *
A	18	14	2	8	14,000 *
M	25	4	0	6	42,371 *
J	27	6	0	4	47,432 *
J	10	7	0	2	13,211 *
A	29	24	6	24	14,783 *
S	40	35	1	12	47,000 *
O	29	27	0	16	29,444 *
N	26	18	0	10	27,481 *
D	27	32	0	15	32,919 *
1969 J.	3	2	0	1	?
Total (— J.)	240	191	21	106	200,121 *

⁽¹⁾ χ^2 calculé sur le test de l'hypothèse d'une répartition 1/4 dans chaque tranche horaire.

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

Pour tous les mois, la proportion qui éclôt entre midi et 15 h est nulle ou très faible, sauf en février. La majeure partie des imagos émergent le matin, entre 6 et 9 h, mais une forte proportion le fait, aussi, entre 9 h et midi, avec une tendance à une répartition homogène sur toute la matinée durant les mois de pluies et le début de la saison sèche ; les éclosions sont assez nombreuses dans la seconde partie de l'après-midi, d'août à décembre.

Conclusion.

En résumé, on peut dire que les trois quarts des glossines éclosent le matin et que les quatre cinquièmes du reste éclosent en fin d'après-midi.

Les faits observés dans la nature diffèrent assez de ceux décrits au laboratoire (Tabl. XIX).

L'activité d'éclosion aurait *grosso modo* une allure comparable à celle de l'imago plus âgé ; on observe, en effet, un ralentissement ou même un arrêt de l'activité durant les heures chaudes du début d'après-midi.

LE CYCLE D'ACTIVITE ET LES LIEUX DE REPOS

I — Le cycle d'activité

L'activité est l'ensemble des actes d'un insecte en vue de trouver :

- de la nourriture,
- un lieu favorable pour se reposer,
- un partenaire du sexe opposé pour copuler,
- et, pour la femelle, un lieu de reproduction pour déposer ses œufs, ou sa larve, ou sa pupe.

Il serait prudent d'ajouter qu'un insecte peut en outre se déplacer sans but précis, sous l'influence des stimuli externes.

Durant la dernière décennie, des mises au point ont été publiées sur divers aspects du comportement des animaux et des insectes en particulier. Le cycle d'agressivité des hématophages présente un intérêt tout particulier en raison de son importance pour l'homme.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Le comportement des insectes a suscité un nombre de travaux tel qu'il est impossible d'en faire une revue même succincte. Nous nous contenterons de citer des articles récents qui font le point des connaissances et qui contiennent une abondante bibliographie spécialisée sur :

- le comportement en général (BAERENDS, 1959),
- la marche (WILSON, 1966),
- l'essaim et le vol d'accouplement (DOWNES, 1969),
- l'émission et la réception des sons (FRINGS et FRINGS, 1958),
- l'orientation (JANDER, 1963),
- le vol et la dispersion (JOHNSON, 1966),
- les rythmes biologiques (DANILEWSKY, 1970),
- les rythmes diurnes, l'horloge interne, les régulateurs endogènes et exogènes (HARKER, 1961),
- le photopériodisme (DE WILDE, 1962),
- la génétique du comportement (EWING et MANNING, 1967),
- l'activité rythmique en physiologie et dans le comportement (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961).

JOHNSON (1966) rappelle que l'expression « activité de vol » (= flight activity) est universelle mais que les entomologistes l'emploient pour exprimer des « choses différentes » telles que le nombre total d'insectes en l'air, la proportion d'une population en train de voler, le taux des envols (take off) ou d'atterrissage (landing) par unité de temps, ou encore la durée du vol.

Chez les glossines, seuls l'imago et la larve de troisième stade sont mobiles : le premier vole, la seconde rampe (LEWIS, 1934). Comme pour les autres insectes hématophages, le cycle d'activité (activity cycle) des glossines est défini par HARLEY (1965 a) comme « les nombres relatifs capturés ou piégés aux différentes heures de la journée » ; le même auteur fait remarquer que la recherche, la plupart du temps, a été effectuée aux heures du jour.

L'activité, à une heure donnée, s'exprime donc par le pourcentage de spécimens capturés par rapport à la capture totale de la journée.

Cette méthode, la seule à notre disposition, n'est pas à l'abri de la critique. En effet, que l'on prenne avec un piège ou avec un attractif quelconque et en particulier l'homme, on sé-

lectionne, en quelque sorte, certaines catégories ; on utilise ce que NASH (cité in BUXTON, 1955, p. 168) appelle des « méthodes à appâts » (bait methods) avec tout ce que cela implique de difficultés à interpréter le comportement de l'insecte. D'autre part, si nous définissons l'activité comme le pourcentage de la population qui est en vol, il faut préciser que l'état physiologique (état ténéral, âge, sexe, faim, gravidité, etc...) est aussi un facteur important ; or, la méthode d'échantillonnage des populations ne permet pas de faire des comparaisons entre les diverses catégories, en connaissant, pour chacune de ces dernières, la proportion en activité et celle au repos ; il faudrait pour cela estimer les effectifs réels.

Les glossines qui viennent aux captureurs ou aux pièges, représentent une partie seulement des individus en activité, ce qui a suscité le concept de la « disponibilité » (availability) : « E.F. Whiteside aussi (non publié) ... fait la distinction entre la vraie activité qui est la disposition des mouches à s'envoler, qu'elles apparaissent ou non aux captureurs, et la disponibilité qui est la proportion de la population que l'équipe capture réellement et qui est affectée par des éléments tels que le nombre d'animaux sauvages présents et par la visibilité... » (in JACKSON, 1949, p. 191).

La disponibilité est affectée par les circonstances externes et les facteurs internes : « Clairement l'activité est elle-même complexe, car les insectes approchent l'homme et sont pris soit parce qu'ils veulent se nourrir, soit parce qu'ils sont poussés à l'inspecter et à le suivre. La contribution apportée par l'activité est donc affectée par un nombre de circonstances externes, dont des exemples ont été donnés dans les premiers chapitres relatifs aux insectes, à la nourriture et au mouvement, et à l'effet du climat et de la végétation sur elle ; il y a aussi les autres facteurs, internes, tels que le sexe, l'âge et la faim. Il s'ensuit que le nombre de mouches prises au cours d'une ronde est la résultante de beaucoup de variables dont l'effet relatif ne peut être encore évalué... » (in BUXTON, 1955, p. 445).

Au laboratoire, MELLANBY K. (1936) a observé que le vol spontané de *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.) commence lorsque la température atteint 21°C. JACK (1939, 1941) signale qu'à 18°C, *G. morsitans* est « normale » et qu'à 16°C, elle prend encore du sang, copule et se reproduit.

Les glossines affamées sont plus actives dans l'air sec que dans l'air humide (BURSELL, 1957).

G. morsitans présente un renversement du comportement vers 32°C ; son phototactisme devient négatif au-dessus de ce seuil (JACK et WILLIAMS, 1937). MELLANBY (1936) a remarqué qu'en captivité, *G. fuscipes fuscipes* recherche activement une lumière favorable (photopreferendum) et que le nombre des vols spontanés augmente avec la température et la lumière, mais il lui a semblé que l'humidité n'a pas beaucoup d'effet.

Le renversement de la phototaxie a donc un effet heureux puisqu'il pousse la glossine à se retrancher, au moment des fortes chaleurs, dans les endroits les plus sombres, donc les moins chauds. D'après GLASGOW (1963, p. 90), on se trouve devant un exemple de « token stimulus »⁽²⁸⁾ ; l'intensité lumineuse la plus basse étant un signe de la plus basse température.

Le rôle des facteurs internes a été mis en évidence, au laboratoire, par MELLANBY (*loc. cit.*) ; le nombre d'envols augmente chaque jour, dans un lot maintenu à jeun.

BARRAS (1970) a observé le comportement des femelles de *G. morsitans* dans une chambre expérimentale et a noté que l'activité de vol est plus grande aux hautes températures qu'aux basses, aux fortes humidités qu'aux faibles et, sauf pour les hautes températures, à l'état affamé qu'à l'état gorgé. La préférence des ténéales pour les surfaces noires est plus marquée au-dessus de 35°C, aux fortes humidités et quand elles ne se sont pas nourries.

L'aspect physiologique de l'activité a été abordé par BURSELL (1957 a, 1959 b, 1961 b, 1965, 1966 b) dans ses travaux sur la dessiccation, l'inanition, le bilan hydrique et le métabolisme du vol, et par BURSELL et SLACK (1969).

Le comportement de *G. swynnertonii* présente quatre phases en rapport avec les stades de

(28) « Token stimulus » (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954) peut être traduit par « stimulus signalisateur ou inducteur ». Dans le cas présent, la température n'étant pas perçue à distance, c'est le repère sombre de l'environnement qui signale un endroit plus frais,

réplétion (voir chapitre III, p. 74, BURSELL, 1961 b). Il est possible, aussi, que le système neuro-sécréteur intervienne comme chez d'autres insectes (CYMBOROWSKI et DUTROWSKI, 1970).

Sur le terrain, des auteurs ont cherché à calculer les corrélations entre facteurs climatiques et activité (MORRIS, 1934 ; VANDERPLANK, 1948 b). On a pu mettre ainsi en évidence le rôle de la température, de l'humidité et de la lumière. Pour *G. pallidipes* une corrélation négative a été trouvée à partir de 30°C (VANDERPLANK, *loc. cit.*).

La durée de la période de vol est d'environ 35 minutes par jour (BURSELL, 1959 b). Les mâles et les femelles ont une activité différente et FISKE (1920) admet que les mâles recherchent activement les femelles. Il se forme des « essais suiveurs » de *G. palpalis* au-dessus des crocodiles et des varans, mais pour BUXTON (1955, p. 184), la formation d'essaim qui correspond à une danse nuptiale chez les moustiques et autres nématocères, « n'est certainement pas obligatoire chez les glossines », car les couples peuvent se former isolément.

L'activité des stades préimaginaux est très réduite puisque seule la larve de troisième stade peut se déplacer librement pendant les quelques minutes qui s'écoulent entre larviposition et pupaison. A la lumière, la larve présente un phototactisme négatif (PARKER, 1956 b) mais elle creuse, aussi, à l'obscurité et il se peut que la gravité soit, elle aussi, impliquée (*in* GLASGOW, 1963, p. 90).

Les changements dans les captures quotidiennes sont dus, en grande partie, à l'activité (BUXTON, *op. cit.*, p. 248-249). La phase active du cycle d'activité des glossines est diurne, mais des espèces peuvent voler et piquer la nuit, telles :

G. longipennis (LEWIS, 1950 a) ; *G. brevipalpis*, crépusculaire (VAN DEN BERGHE et LAMBRECHT, 1954), peut piquer aussi la nuit (SCHWETZ 1917 ; WILLIAMS, 1943 ; MOGGRIDGE, 1948 ; HARLEY, 1965 a) ; *G. pallidipes* sort durant les nuits noires (CHORLEY et HOPKINS, 1942 ; MOGGRIDGE, 1948) et se trouve moins active le jour suivant une nuit à clair de lune (VANDERPLANK, 1941).

Il existe aussi des espèces qui piquent occasionnellement la nuit : *G. morsitans* (NASH, 1933 a ; SWYNNERTON, 1936), *G. austeni* (MOGGRIDGE, 1948), *G. longipalpis* (MORRIS, 1934).

G. morsitans orientalis attaque massivement, le matin, entre 6 et 8 h et l'après-midi ; après une pluie ou un passage nuageux, il y a intensification de l'agressivité ; l'activité cesse au coucher du soleil (WELCH, 1958).

G. morsitans submorsitans présente un cycle en relation étroite avec la température (NASH, 1937). Le comportement de *G. morsitans* est connu depuis longtemps (NEWSTEAD, 1914 ; NASH, 1930, 1933 a ; SWYNNERTON, 1936).

G. longipalpis (MORRIS, 1934) est active deux heures après le lever du soleil ; le pic matinal est suivi d'une rapide décroissance.

Dans le sous-genre *Nemorhina*, des espèces ont été particulièrement bien étudiées. NASH (1937) a décrit avec précision le cas de *G. tachinoides* sous le climat du Nigéria du nord, pendant cinq périodes saisonnières ; inactive au-dessous de 15,5°C, cette espèce vole surtout de 24 à 35°C, mais, à 41°C, elle n'est plus capturée. En saison sèche froide, la pointe d'activité se situe tôt l'après-midi ; en saison sèche chaude et au début des pluies, il existe une pointe de matin et une dans la soirée ; aux fortes pluies, la pointe du milieu de la journée se transforme en un petit palier.

GASCHEN (1945, p. 73-74) a construit une sorte de cadran d'horloge pour représenter le cycle d'activité de quelques espèces de l'Afrique Occidentale.

G. fuscipes fuscipes a été étudiée par divers auteurs (FISKE, 1920 ; FORBES BROWN, 1938 ; GIBBINS, 1941) ; mais HARLEY (1965 a) a considéré chacun des sexes et chacune des quatre périodes saisonnières. Pour les deux sexes, le cycle présente un pic durant les heures du milieu de la journée, mais varie d'un lieu à un autre et d'une saison à l'autre, entre 10 et 16 h. Aucun individu n'a été vu la nuit. L'auteur conclut que la température et le déficit de saturation ne doivent pas être les seuls facteurs externes impliqués dans l'activité, puisque le maximum de capture ne se place pas aux maximums de température et de déficit de saturation.

Les résultats obtenus pour *G. palpalis palpalis* (PAGE, 1959) en bordure de la zone de forêt, au Nigeria, sont assez proches de ceux décrits dans le paragraphe précédent. En saison sèche,

le cycle présente deux maximums entre midi et 17 h, avec, entre eux, un léger ralentissement aux alentours de 15 h. En saison des pluies, les maximums ne sont pas très marqués car l'activité demeure constante de 11 à 16 h. La rapide décroissance, le soir, serait plutôt sous la dépendance de la lumière que sous celle de la température qui demeure encore élevée à ce moment-là. Le temps couvert n'a pas d'effet, mais la pluie réduit l'activité.

Au Sierra Leone et au Liberia, NASH (1948) attribue la rareté de *G. palpalis gambiensis* (*palpalis* auct.) au fait qu'elle serait inactive en raison de la pluie et des nuages ; les spécimens capturés sont très affamés. Plus récemment, au Liberia, cette sous-espèce a fait l'objet d'une étude en savane (FOSTER, 1963 c) et en forêt (FOSTER, 1964). Les résultats obtenus dans ces zones à végétation différente, sont tout à fait comparables ; un minimum relatif, à midi, sépare deux maximums qui sont au même niveau, ou presque, en saison des pluies ; en saison sèche, celui de l'après-midi est nettement plus élevé que celui du matin.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Des travaux antérieurs consacrés aux différentes espèces du sous-genre *Nemorhina*, nous tirerons le schéma général suivant :

- apparition des glossines, le matin, au lever du soleil ;
- augmentation progressive des attaques, jusqu'à un maximum matinal ;
- ralentissement au milieu de la journée ;
- maximum d'activité vespéral ;
- diminution assez brusque, le soir ;
- cessation au crépuscule.

Nous décrirons d'abord le cycle d'agressivité, puis l'action des facteurs limitants et des facteurs déterminants.

1 — LE CYCLE D'ACTIVITE (OU D'AGRESSIVITE).

De septembre 1964 à avril 1967, durant les captures de routine effectuées au rythme de quatre jours d'affilée, toutes les trois semaines, dans les trois gîtes d'étude, ont été enregistrés, chaque quart d'heure, la température des thermomètres d'un psychromètre fronde et les heures de capture des spécimens (voir description des techniques p. 60 et 42-43). Ces derniers, placés dans des tubes numérotés, ont été disséqués à l'aide des techniques décrites au chapitre II.

Pour décrire le cycle d'activité, l'analyse des résultats a été faite pour l'échantillonnage de la forêt du Kou, le meilleur de tous.

Les résultats obtenus aux deux postes G1 et G2 du gîte sont homogènes ; le χ^2 de Pearson a été calculé en considérant pour chaque semaine et chacun des deux postes, les effectifs des mâles capturés aux différentes tranches horaires, pendant les quatre jours d'échantillonnage. Sur quarante-trois semaines d'observation, neuf présentent une différence significative de la répartition horaire entre les deux postes. Cette proportion paraît élevée, mais ce sont surtout les tranches extrêmes qui sont responsables de la différence. Or ces tranches ne représentent qu'une faible partie de l'échantillon. On peut donc considérer que l'échantillonnage effectué dans la forêt du Kou est bon et que l'on peut grouper les résultats des deux postes. Ces résultats ont été répartis entre des périodes saisonnières, mais en maintenant distinct le graphique des années successives pour avoir une idée de la variabilité des phénomènes (fig. 33).

Six périodes saisonnières sont distinguées :

- fin de saison des pluies (septembre, octobre et quelquefois novembre) ;
- début de saison sèche (novembre, décembre) ;
- saison sèche froide (partie de décembre, janvier, partie de février) ;
- saison sèche chaude (partie de février, mars, avril) ;
- période de transition (mai-juin) ;
- saison des pluies (juillet, août, partie de septembre).

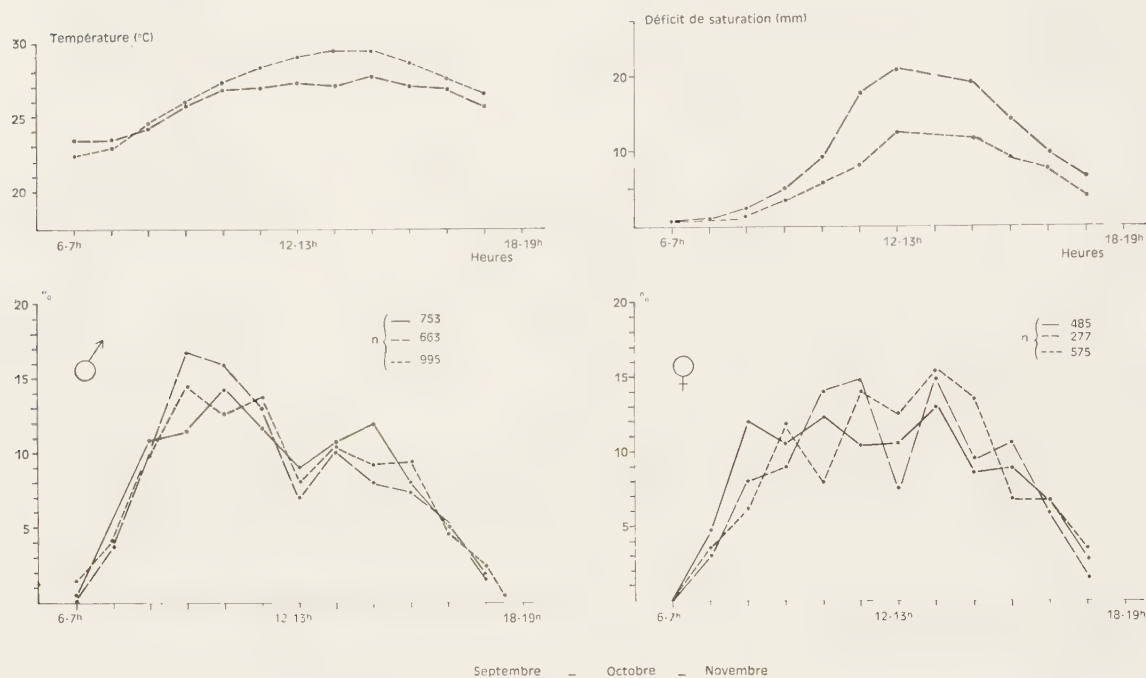


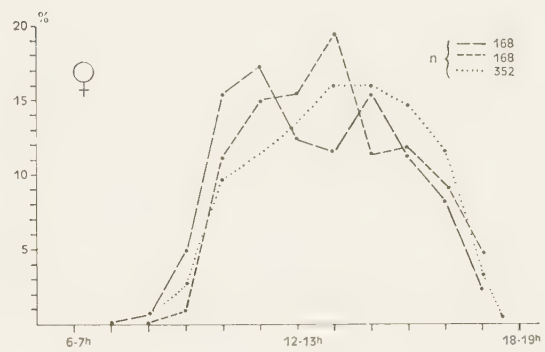
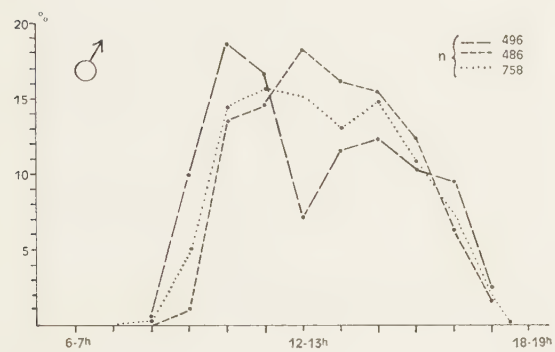
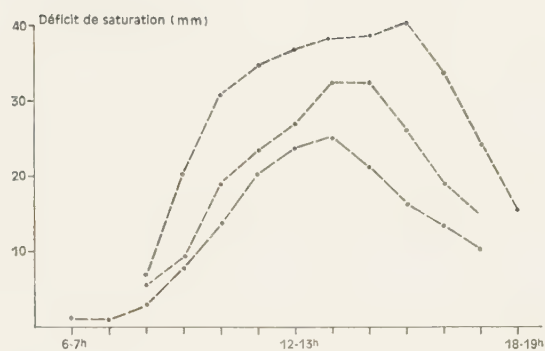
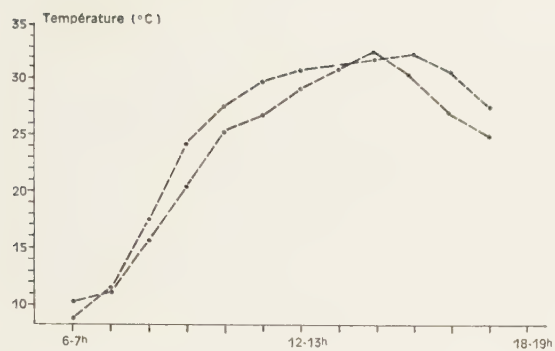
Fig. 33. — Cycle d'activité des mâles et des femelles (exprimé en pourcentage des échantillons capturés chaque heure au point G1 de la forêt du Kou) et variation de la température et du déficit de saturation.

Nota. Corriger : Déficit de saturation exprimé en millibars = mb et non mm.

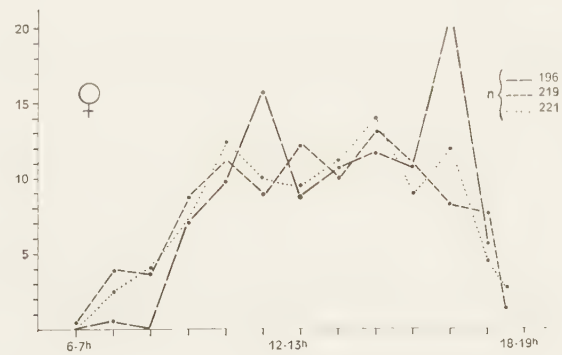
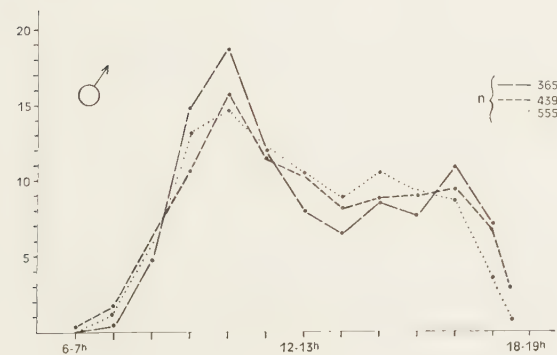
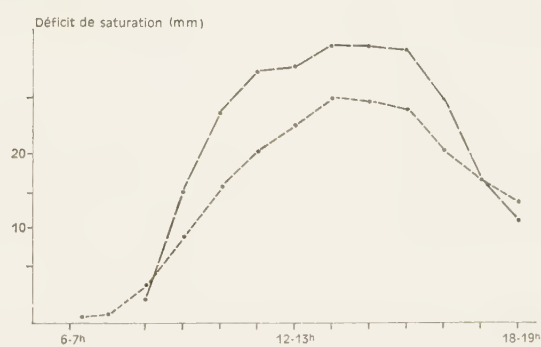
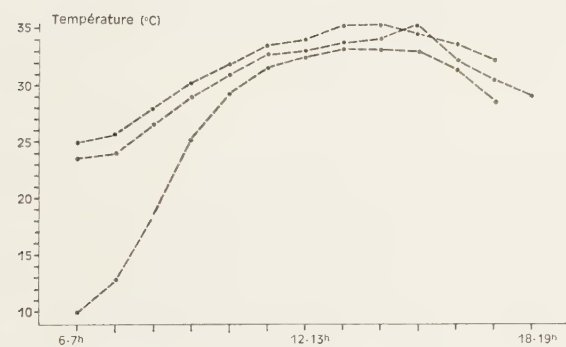
Mâles et femelles sont actifs dès le lever du soleil et jusqu'à son coucher ; en saison sèche froide, le début du cycle se place plus tard, lorsque le seuil de température est franchi.

Chez les mâles, peuvent se distinguer très nettement deux phases : l'une matinale et l'autre vespérale, séparées par un « minimum relatif », entre 12-13 h ; ce dernier apparaît vers 13-14 h en février-mars-avril. Le « maximum absolu » se place entre 10 et 11 h, rarement avant (septembre, octobre, novembre) ou rarement après (10-13 h en décembre, janvier, février) ; il est atteint après une augmentation rapide de l'activité à partir de l'heure qui suit le lever du soleil, ou encore, plus rapide, lorsque le début du cycle est retardé par les basses températures de saison froide (7-8 h en novembre-décembre, 8-9 h en décembre, janvier, début février ; 6-7 h en fin février, mars, avril).

Le maximum vespéral est un maximum relatif nettement plus bas que le maximum absolu du matin et d'horaire variable entre 13 et 17 h ; il est quelquefois très marqué

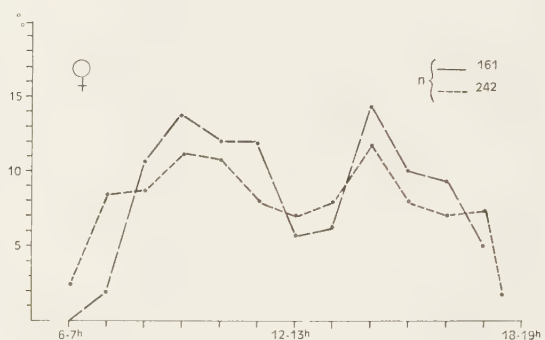
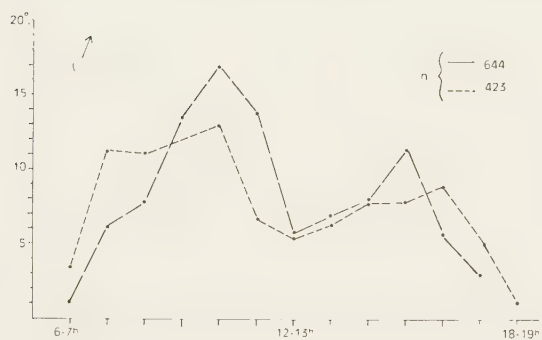
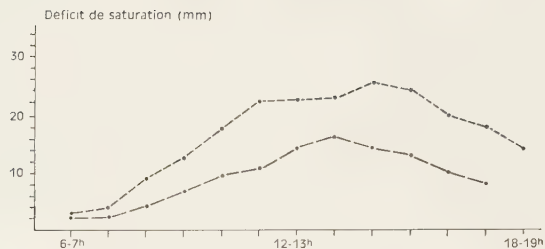
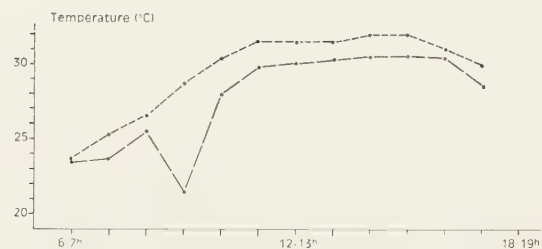


JANVIER FEVRIER
(Décembre)

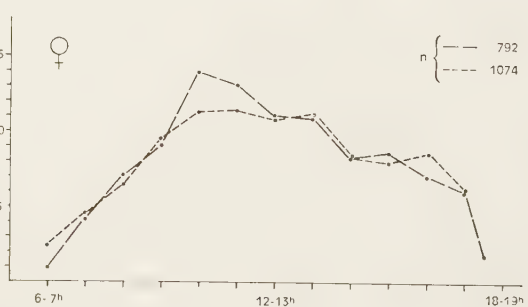
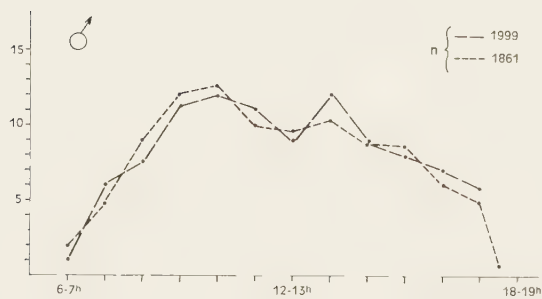
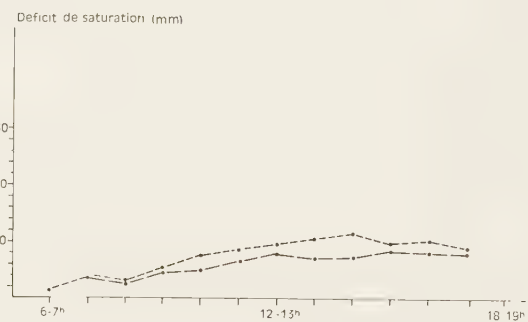
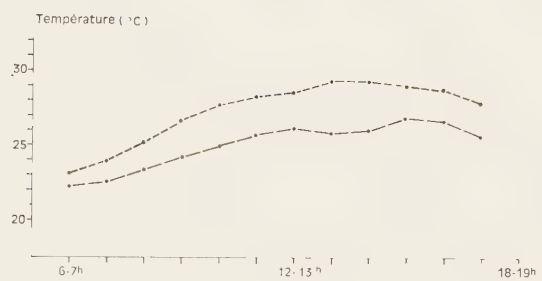


Mars Avril

Fig. 33 (suite)



MAI - JUIN



JUILLET - AOÛT
SEPTEMBRE

Fig. 33 (fin)

ou, au contraire, se transforme en palier, de 13 à 17 h ; dans ce dernier cas, le minimum relatif s'estompe (novembre, décembre, mars et avril).

En saison sèche froide et aux fortes pluies, un seul maximum est observé vers le milieu de la journée. Le graphique prend, alors, l'allure d'une courbe assez symétrique, haute et de courte durée en période froide, basse et étalée sur toute la journée en période pluvieuse.

La phase de décroissance commence entre 15 et 17 h selon une pente régulière.

Pour les femelles, les graphiques sont, en général, plus tourmentés ; les deux phases n'apparaissent nettement qu'en mai et juin ; le reste du temps nous observons une courbe en « dents de scie », de 8-9 h à 14-16 h, après une phase de croissance plus lente et plus durable que chez les mâles. Le minimum relatif est bien moins net et, lorsqu'il est marqué, il persiste plus longtemps que chez les mâles. Bien souvent, parmi les dents de scie, il s'en trouve une légèrement plus haute que les autres et qui se place, l'après-midi, entre 13 et 15 h. En saison des fortes pluies et en saison sèche froide, comme pour les mâles, le graphique a tendance à ne présenter qu'un maximum au milieu de la journée et une symétrie, pour les mêmes raisons que celles invoquées dans le cas des mâles.

L'activité nocturne de *G. palpalis gambiensis* n'a pas fait l'objet d'une étude particulière mais, dans la forêt du Kou, lors de la capture de Culicidae les captureurs en postes fixes et munis de lampes torches, ont été attaqués. Cette agressivité nocturne n'est sans doute pas spontanée mais provoquée par le mouvement des captureurs et la lueur des lampes. Il est arrivé, aussi, au cours de la recherche des lieux de repos nocturnes, dans la galerie de Poa, que des spécimens repérés s'envolent et viennent importuner les observateurs.

Conclusions.

Le cycle d'activité des mâles de *G. palpalis gambiensis*, en zone de savane, diffère essentiellement de celui de cette sous-espèce, en forêt, et de celui de *G. palpalis palpalis*, par le maximum absolu qui se place au milieu de la matinée, dans le premier cas, et au début de l'après-midi, dans le second.

Il faut noter qu'en zone forestière, les maximums sont égaux ou subégaux, alors qu'en savane, l'un est absolu et l'autre relatif.

La connaissance de ce cycle permet de trouver des horaires optimums de capture, dans le but de prélever le plus grand nombre possible de spécimens et d'avoir le maximum de chances de déceler la présence des glossines là où elles sont rares.

2 — LES FACTEURS DE L'ACTIVITÉ.

Pour l'ensemble des études sur les facteurs, nous allons chercher à mettre en évidence des tendances générales, en distinguant des périodes de temps plus importantes. La division du cycle d'activité, de 6 à 18 h, en quatre tranches de trois heures, n'est pas arbitraire car la première tranche correspond à la période du début d'activité, la deuxième et la troisième à des périodes de forte activité et enfin la quatrième, à la période de fin d'activité.

En groupant ainsi les résultats, les effectifs sont plus grands et sont analysables.

— Facteurs internes.

Les facteurs internes de la glossine, susceptibles d'influencer son comportement, sont : le sexe, l'âge, le stade de réplétion et la gravidité.

MALES.

Les mâles viennent aux captureurs, non seulement lorsqu'ils sont affamés, mais aussi lorsqu'ils ont encore du sang non digéré et, plus rarement, quand ils sont à l'état gorgé (voir p. 147).

Lorsqu'il vient de prendre son repas, le mâle se repose ; mais par la suite, son comportement est assez variable et la présence de captureurs perturbe le milieu, en mainte-

TABLEAU XXXVIII

Comparaison du cycle d'activité des mâles : ténéaux (T) et non ténéaux (NT), affamés (A), intermédiaires (I) et gorgés (G), en saison sèche (décembre 1965, janvier et février 1966, janvier et février 1967) et en saison des pluies (juillet-août 1966 et juin, juillet et août 1967. Forêt classée du Kou).

Saison	Caté- gorie	Effectifs par tranches horaires de :				χ^2 (d.d.l.)
		6-9 h	9-12 h	12-15 h	15-18 h	
SAISON SÈCHE						
1965-	T	0	15	25	15	1,799 (2)
1966	NT	0	128	218	84	
»	G	0	18	16	9	
»	I	0	27	38	12	2,300 (2)
»	A	0	83	164	63	
1967	T	0	39	40	20	0,882 (2)
»	NT	2	227	291	137	
»	G	0	35	33	19	11,862 * (2)
»	I	0	68	55	38	
»	A	2	124	203	80	
SAISON DES PLUIES						
1966	T	18	56	44	28	1,806 (3)
»	NT	275	627	560	399	
»	G	13	20	12	13	
»	I	101	218	202	174	9,381 * (3)
»	A	161	389	346	212	
1967	T	39	94	113	59	13,760 * (3)
»	NT	259	542	413	324	
»	G	19	38	44	38	
»	I	50	136	97	84	5,215 (3)
»	A	190	368	272	202	

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

nant constant un facteur d'attraction qui est, dans les conditions normales, moins durable ou même occasionnel.

Les ténéreaux sont inactifs le jour de leur éclosion et leur apparition, au cours du cycle, ne diffère pas de celle des non-ténéreaux (Tabl. XXXVIII) ; la différence significative, observée en saison des pluies 1967, porte sur un excès de ténéreaux dans la première partie de l'après-midi et doit être liée à une perturbation du cycle par les intempéries.

Les différences de comportement entre les mâles gorgés, intermédiaires et affamés, n'apparaissent pas de façon constante. En saison des pluies 1966 et en saison sèche 1967, des différences significatives sont apparues entre intermédiaires et affamés ; à la première de ces saisons, il y avait un déficit d'affamés dans la dernière période du cycle et à la seconde, un déficit d'intermédiaires au début de l'après-midi.

Les intermédiaires ont tendance à se répartir uniformément entre les trois dernières périodes de la journée, alors que les affamés viennent, en plus grand nombre, entre 9 et 15 h. Les affamés viennent par nécessité et surtout au milieu de la journée, parce que leur organisme a besoin de reconstituer les réserves épuisées par l'évaporation de l'eau et la consommation de graisse qui s'accroissent durant cette période. Le niveau d'activité des gorgés demeure bas et constant durant tout le cycle.

FEMELLES.

Elles viennent aux captureurs seulement lorsqu'elles sont affamées. Le comportement des nullipares ne diffère pas de celui des pares (Tabl. XXXIX) et, parmi les pares, celui des gestantes ne diffère pas de celui des non gestantes ; les premières portent une larve, tandis que les secondes portent un œuf ou ont leur utérus vide. La plupart des femelles sont actives lorsqu'elles ont l'utérus vide ou portent un œuf, parce qu'elles ont un besoin urgent de reconstituer leurs réserves après la larviposition. Elles sortent, de nouveau, de leur lieu de repos, lorsque la larve est formée.

CONCLUSION.

La femelle, qui a besoin d'une longue période de repos pour mûrir sa larve, n'est active qu'au moment de chercher un hôte, alors que les mâles se déplacent, même lorsqu'ils n'ont pas nécessité de le faire ; c'est sans doute la raison pour laquelle le comportement des mâles gorgés, des intermédiaires et des affamés diffère quelque peu, en ce que les derniers sont plus actifs pendant la période la plus contraignante de la journée, lorsque leurs réserves s'épuisent.

L'âge de la glossine n'a aucune influence sur le cycle d'activité. Il convient de remarquer que l'action de ces facteurs internes n'est connue que d'une façon relative et qu'il serait intéressant d'étudier les liaisons entre population réelle, disponibilité et activité.

— Facteurs climatiques limitants.

Les deux facteurs limitants de l'activité sont la lumière et la température.

La sensibilité du luxmètre utilisé ne nous a pas permis de trouver quelle est l'intensité lumineuse qui permet le vol spontané de *G. palpalis gambiensis*, mais on peut admettre qu'elle est assez basse, car la sous-espèce peut être capturée avant le lever du soleil. Un spécimen a été observé, en septembre, dès 6 h, au moment de la mise en place

de l'équipe de capture et au crépuscule, en octobre, vers 18 h 30, après le coucher du soleil.

TABLEAU XXXIX

Comparaison du cycle d'activité des femelles : nullipares (N) et pares (P), gestantes (G) et non-gestantes (NG), en saison sèche et en saison des pluies (pour les mois d'observation voir le tableau XXXVIII).

Saison	Caté- gorie	Effectifs par tranches horaires de :				γ^2 (d.d.l.)
		6-9 h	9-12 h	12-15 h	15-18 h	
SAISON SÈCHE						
1966	N	0	35	53	36	1,874 (2)
»	P	0	11	22	8	
»	G	0	3	13	5	
»	NG	0	8	9	3	
1967	N	1	64	101	75	4,557 (2)
»	NP	1	21	60	31	
»	G	0	10	30	10	2,696 (2)
»	NG	1	11	30	21	
SAISON DES PLUIES						
1965	N	55	155	134	99	0,444 (3)
»	P	45	130	100	79	
»	G	14	40	20	24	4,115 (3)
»	NG	31	90	80	55	
1967	N	71	184	154	136	1,455 (3)
»	P	68	160	161	125	
»	G	24	60	32	50	10,984 * (3)
»	NG	44	100	109	75	

* Différence significative au seuil $P = 0,05$.

Pour mieux apprécier le rôle des facteurs limitants, l'heure et la température auxquelles la première et la dernière glossine ont été vues ou capturées en 340 occasions (2 occasions par jour de capture), ont été portées en graphique (fig. 34). En outre, ont été enregistrées les températures maximums et minimums relevées au quart d'heure précédant la première apparition, le matin, ou suivant la dernière apparition, le soir ; on obtient ainsi des figures constituées d'un nuage de points dont les coordonnées sont l'heure et la température et d'une enveloppe représentant les conditions extrêmes de température.

CONDITIONS EN DÉBUT DU CYCLE.

La forme et la surface des figures définies dans le paragraphe précédent, ainsi que la densité du nuage de points, sont caractéristiques pour chaque mois de l'année. Nous en donnons quelques exemples (fig. 34). En saison sèche froide, de novembre à février, l'aire située à l'intérieur de l'enveloppe a la forme d'une empreinte de pied ; elle est alors à son maximum d'extension. Les points se trouvent concentrés dans la partie correspondant aux plus fortes températures et aux heures les plus tardives. La température

la plus basse à laquelle a été observée une glossine, est $16,2^{\circ}\text{C}$, vers 7 h 15, en novembre ; cette température peut se rencontrer jusqu'à 9 h 15, en décembre. Du mois d'avril au mois d'août, l'aire prend une forme de plus en plus compacte et sa surface est de plus en plus petite, car l'amplitude thermique diminue jusqu'à $2,5^{\circ}\text{C}$ en août. Les points ont tendance à occuper la totalité de l'aire.

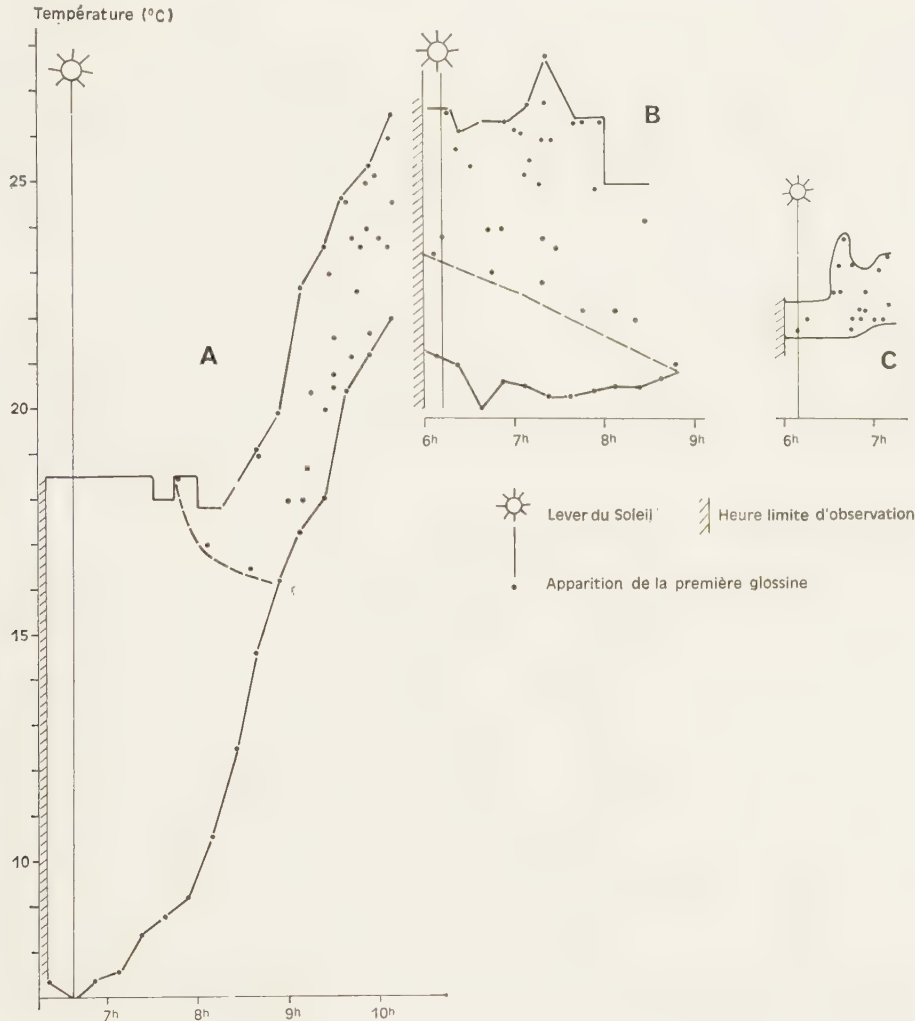


Fig. 34. — Heure d'apparition des glossines aux deux points de capture G1 et G2 de la forêt du Kou en fonction de la température et par rapport au lever du soleil.

A : en janvier (exemple pour la saison sèche froide) ; B : en avril (exemple pour la saison sèche chaude) ; C : en août (exemple pour la saison des pluies).

En septembre et octobre, l'aire prend une forme oblongue dans le sens des abscisses (heures) et c'est en novembre qu'apparaît une partie dépourvue de points, lorsque la température minimum a considérablement baissé. L'allure de l'ensemble des figures illustre bien la difficulté à trouver le seuil des facteurs limitants ; généralement, la première glossine n'apparaît qu'après le franchissement de ce seuil, car il faut attendre

que l'activité ait atteint un certain niveau pour qu'il y ait des chances de rencontres entre glossines et captureurs.

G. palpalis gambiensis est active lorsque se trouvent réalisées simultanément les deux conditions : température supérieure à 16° C et intensité lumineuse voisine de celle observée au lever du soleil.

CONDITIONS EN FIN DE CYCLE.

L'aire déterminée par les mêmes éléments qu'au paragraphe précédent, est irrégulière (fig. 35). Les dernières glossines sont le plus souvent capturées avant le coucher du soleil, alors que la température est encore élevée et n'atteint jamais le seuil. La plus basse température relevée au coucher, est 18,4°, en janvier.

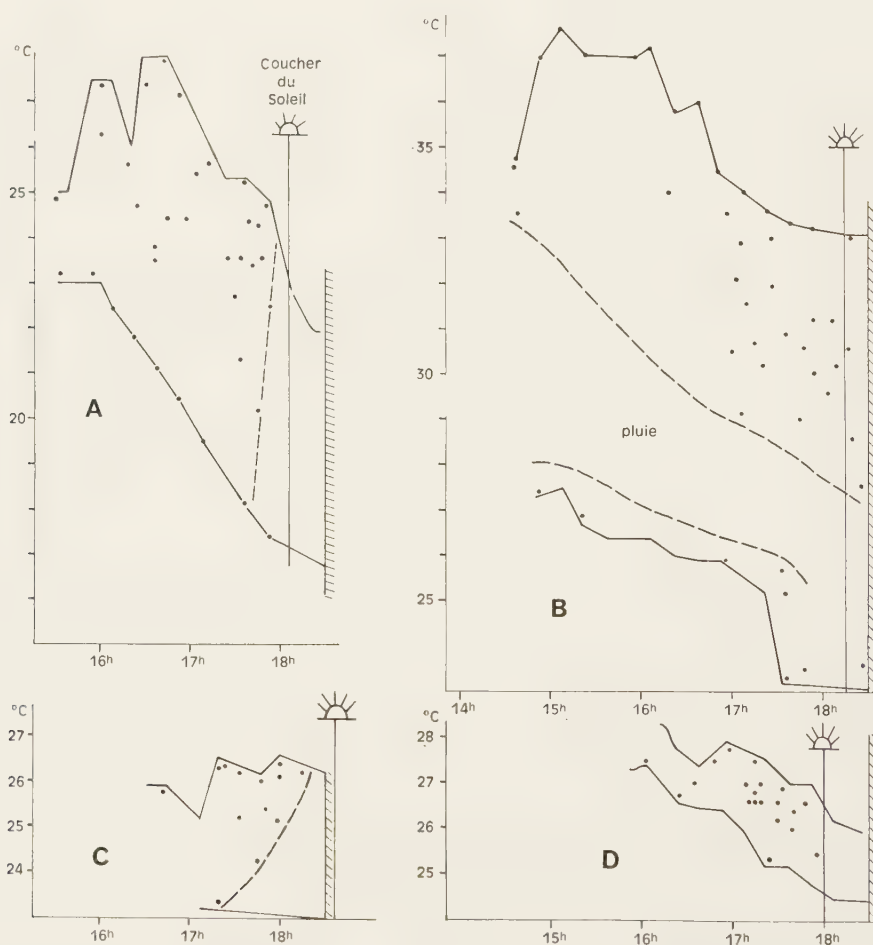


Fig. 35. — Heure de disparition des glossines aux deux points de capture G1 et G2 de la forêt du Kou en fonction de la température et par rapport au coucher du soleil.

A : en janvier (saison sèche froide) ; B : en avril (saison sèche chaude) ; C : en août (saison des pluies) ; D : en octobre (fin de saison des pluies - début de saison sèche). Hachuré : heure limite d'observation.

Le facteur limitant, à la fin du cycle d'activité, ne peut donc pas être la température mais la seule lumière. Comme en début d'activité, il est difficile de trouver le seuil crépusculaire, mais il est fondé d'admettre qu'il doit être le même que celui de l'aube. En effet, les figures montrent que les points sont dispersés en avant de l'heure du coucher du soleil, mais une glossine a été vue à 18 h 30, soit environ une demi-heure après le coucher du soleil.

CONDITIONS DURANT LE CYCLE.

Les seuils observés en début et fin de cycle ne sont jamais atteints pendant la journée. Après une pluie, la température descend aux environs de 24° C et la lumière, quoique très faible, est encore suffisante pour permettre le vol spontané. Il y a, cependant, un net ralentissement de l'activité lorsque le ciel s'assombrit, mais on peut encore capturer des spécimens lorsque la pluie n'est pas très forte.

— Facteurs climatiques déterminants.

La comparaison des graphiques met en évidence que la courbe d'activité de *G. palpalis gambiensis* ne suit pas celle de la température, ni celle du déficit de saturation ; le maximum d'activité ne correspond pas au maximum de ces facteurs, mais paraît plutôt lié à l'heure ; or, le facteur climatique le plus lié au temps est la lumière.

TABLEAU XL

Action de la température et de la lumière sur l'activité exprimée en nombre (n) de mâles pendant (N) quarts d'heure.

Période		Températures (°C) relevées par quart d'heure															
		20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
5-8.X	n	0	3	5	3	17	21*	33	1	10	3						
1966	N	4	5	7	10	24	26	45	5	12	7						
24-27.I	n	0	0	0	0	1	5	9	11	16	34	50	11	2			
1967	N	4	2	5	8	6	15	11	16	15	24	32	11	2			
7-10.III	n	0	0	0	0	0	0	0	0	2	9	8	18	9	18	7	9
	N	3	4	3	7	6	3	4	3	11	16	15	18	23	23	19	12
7-10.VII	n	1	0	3	15	25	20	33	52	47	33	31	16	1			
	N	1	4	7	15	15	11	18	40	36	20	17	11	1			
Période		Lumière relevée par quart d'heure (valeurs relatives)															
		de 0 à 2,5	2,5 5	5 7,5	7,5 10	10 12,5	12,5 15	15 17,5	17,5 20	20 22,5	22,5 25	25 27,5	27,5 30	30 32,5			
5-6.X	n	16	14	25	18	3	4	5	1	7	0	3					
1966	N	41	24	27	17	4	8	10	2	10	1	1					
24-27.I	n	10	9	16	22	38	27	9	0	2	2	1	2	1			
1967	N	32	24	14	17	28	15	3	1	1	1	3	1	1			
7-10.III	n	10	6	16	19	12	12	9									
	N	53	16	31	22	23	24	10									
7-10.VII	n	10	26	36	46	19	30	45	16	26	4	13	6				
	N	25	23	23	21	10	19	32	11	13	4	11	4				

* Les nombres en italiques indiquent que le rapport n/N est maximum.

Afin de rechercher quel est, des facteurs température et lumière, celui qui est le plus influent, il a été extrait des échantillons correspondant à quatre périodes de l'année (Tabl. XL) ; une moyenne entre les captures totales de la saison n'eût pas été correcte car les effectifs capturés par quart d'heure ne sont pas comparables, en raison de la fluctuation saisonnière de la population. Pour la température, le maximum du rapport n/N , c'est-à-dire le nombre de glossines maximum moyen par quart d'heure, n'apparaît pas constamment pour un même degré de température, tandis que, dans le cas de la lumière, il est évident qu'il existe un *preferendum* pour une intensité lumineuse de 7,5 à 10 ; l'exception du mois de janvier est due au fait que tout le cycle d'activité se trouve déporté vers le milieu de la journée parce que la température demeure basse jusqu'à 9 h du matin.

Notre conclusion rejoint donc celle de HARLEY (1965 *a*) dont les travaux suggèrent que « l'intensité lumineuse est probablement le facteur qui, aux différentes saisons, varie le moins aux heures des niveaux particuliers d'activité ». Cet auteur signale, en outre, que cette opinion est aussi celle de POWER (1964), qui a travaillé sur *G. longipennis*.

— Facteur local.

Nous avons vu, dans l'étude du cycle d'activité, que, dans la forêt du Kou, l'activité était semblable aux deux postes de capture. On peut interpréter ce fait en disant que les deux lieux attirent les glossines de la même façon aux différentes heures de la journée.

Afin de savoir si la configuration des lieux est un facteur à prendre en considération, nous avons testé l'homogénéité des échantillons prélevés aux deux postes du gîte de Matourkou : le poste G1, sous la galerie forestière, et le poste G2, à découvert, en bordure d'un plan d'eau et d'un jardin (voir p. 38).

Les femelles se comportent de la même façon aux deux postes ; aucune différence significative n'apparaît.

Pour les mâles, une différence significative apparaît durant la saison sèche. En janvier ($\chi^2 = 9,464$ pour 2 d. d. l.), le maximum d'activité a lieu, le matin, sous galerie et, l'après-midi, au poste découvert ; en mars-avril ($\chi^2 = 9,772$ pour 3 d. d. l.), au poste découvert (G2), les captures ont tendance à se concentrer dans le milieu de la journée, alors qu'à l'autre poste elles sont mieux réparties sur tout le cycle. Ces résultats semblent en accord avec les faits rapportés plus haut, à savoir que les mâles affamés, en saison sèche, sont plus nombreux à sortir au moment le plus chaud de la journée. Un lieu découvert est plus chaud qu'un lieu ombragé. Il ne semble pas, toutefois, que le lieu découvert attire plus que l'autre ; en effet, en janvier, 73 mâles contre 54 et, en mars-avril, 171 contre 87 ont été capturés, les nombres les plus élevés se rapportant au gîte sous galerie. L'attractivité d'un lieu doit donc agir sur la population d'alentour et l'on doit présumer que, dans un lieu découvert, les glossines, moins protégées, disposent de lieux de repos en moins grand nombre qu'en galerie ; aussi sont-elles plus exposées aux conditions défavorables. Au milieu de la journée, une forte proportion de la population autochtone doit se trouver dans une situation précaire et doit chercher un hôte.

— Conclusion.

La difficulté de saisir le moment précis de la matinée où apparaissent les glossines

et celui où elles disparaissent, le soir, ne permet pas de déterminer avec exactitude la température et la lumière limites de l'activité ; pour le premier élément, on peut accepter 16° C et, pour le second, l'intensité lumineuse au moment du lever ou du coucher du soleil.

Alors que les femelles présentent un cycle d'activité indépendant de la conformation des lieux, les mâles semblent plus déterminés par le complexe des facteurs locaux.

Malgré la mise en évidence de l'action de nombreux éléments climatologiques, il faut reconnaître que le « *facteur princeps* » est la lumière ; la température, l'humidité et l'évaporation dépendent du rayonnement solaire.

II — Les lieux de repos

La recherche des lieux de repos est un acte positif, orienté vers la découverte d'un lieu dont l'écidioclimat est conforme à la « base des réactions » de l'espèce. Comme la glossine passe la plus grande partie de sa vie au repos, il est nécessaire qu'elle trouve un endroit adéquat (« a place in which to live » *in* ANDREWARTHA et BIRCH, 1963, p. 28).

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Depuis que MOISER (1912) a découvert que *G. tachinocides* se repose en dessous des branches, la recherche des lieux de repos a suscité de nombreux travaux et, particulièrement, depuis que des techniques permettent de repérer l'insecte *in situ*.

G. morsitans submorsitans se repose, le jour, à la base des arbres, près du sol, là où la température est la plus basse (NASH, 1937) ; au-dessous de 29,5°C et à basse humidité, le côté inférieur des branches horizontales est préféré, mais, au-dessus de 32,2°C, les grands troncs sont plus fréquentés ; en outre, il y a un déplacement vers le bas lorsque croît la température : 40 % de la population se repose au-dessous de 30 cm, entre 30 et 32°C, alors qu'entre 32 et 35°C, on en trouve 68 %. Les lieux de repos nocturnes sont constitués surtout par le sommet des feuilles et des brindilles (MACLENNAN, 1962).

Au Nyasaland, LAMBORN (1916) a trouvé *G. morsitans*, le jour, sur les plus gros arbres (des Baobabs = *Adansonia*) ; les femelles choisissent les trous et fissures de l'écorce ou les lieux abrités, tels que l'espace entre grandes racines (= « contreforts »). Les individus jeunes vont à la face inférieure des petites branches (JACKSON, 1946). La nuit, les lieux de repos sont les feuilles, les brindilles, le sol, les troncs d'arbres et les herbes (ROBINSON, 1965).

G. swynnertoni se repose aussi à la face inférieure des petites branches, entre 1,80 m et 3,60 m du sol (JACKSON, 1946). ISHERWOOD (1957) a précisé qu'elle se trouve entre les hauteurs extrêmes 0,90 m et 4,5 m ; au coucher du soleil, elle passe de la face inférieure des branches aux feuilles (ISHERWOOD et DUFFY, 1958). Une étude très complète a été faite sur le support et les espèces végétales ; les branches les plus fréquentées sont celles qui sont entre 1,80 m et 2,40 m de hauteur, avec un diamètre de 5 à 7,5 cm et inclinées de 0 à 10° (CHADWICK, 1964). Les lieux de repos nocturnes sont les feuilles (JEWELL, 1958 *a* ; SOUTHON, 1959 *a*).

Parmi les autres espèces qui ont fait l'objet de travaux semblables à ceux qui viennent d'être mentionnés, se trouvent :

G. pallidipes (SWYNNERTON, 1921 ; JEWELL, 1958 *a* ; ISHERWOOD et DUFFY, 1958 ; RENNISON *et al.*, 1959 ; FORD, 1962 ; PILSON et LEGGATE, 1962),

G. longipalpis (MORRIS, 1934 ; NASH et DAVEY, 1950),

G. fusca congolensis (YVORÉ *et al.*, 1965),

G. fusca fusca (NASH et DAVEY, *loc. cit.*),

G. medicorum (NASH et DAVEY, *loc. cit.* ; NASH, 1952),

G. fuscipleuris (ISHERWOOD, 1958),

G. brevipalpis (SWYNNERTON, *loc. cit.* ; VAN DEN BERGHE et LAMBRECHT, 1954).

Pour le sous-genre *Nemorhina*, on connaît des travaux réalisés sur quelques espèces seulement.

G. tachinoides, au Nigeria du nord, a été observée à la base des arbres, très près du sol (NASH, 1937). Des expériences réalisées en cage ont montré que, la nuit, mâles et femelles se reposent sur les feuilles, les branches, les brindilles et les troncs et, la plupart du temps, au sommet des organes, entre 0,30 m et 3,5 m de hauteur. Le jour, cette espèce va se réfugier à la face inférieure des branches et des brindilles horizontales. Au-dessus de 32,2°C, elle gagne la partie inférieure des grands troncs verticaux, de préférence les plus gros. Les femelles ont tendance à se poser plus haut que les mâles. Il y a une descente vers le sol, lorsque croît la température (MACLENNAN, 1962).

50 % des *G. palpalis palpalis* se trouvent entre le sol et 30 cm de hauteur ; il n'y a pas de différence entre les sexes. Les feuilles et les brindilles constituent les supports principaux, mais branches et troncs ne sont jamais fréquentés (MAC DONALD, 1960).

Pour *G. palpalis gambiensis*, on dispose de peu de résultats. Du Libéria, FOSTER (1964) signale qu'en forêt et en saison humide, cette sous-espèce se repose à la face supérieure des brindilles horizontales d'environ 6 mm de diamètre, jusqu'à 1,83 m de hauteur et qu'on ne la trouve pas sur l'herbe, ni sur les troncs d'arbres ou les feuilles, à moins de 30,5 cm du sol. En savane, le comportement est identique (FOSTER, 1963c).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

1 — LES LIEUX DE REPOS DIURNES.

Un essai d'observation des lieux de repos diurnes n'a pas été couronné de succès ; trois spécimens seulement ont été vus à la face supérieure de feuilles. On doit admettre que, le jour, *G. palpalis gambiensis* doit rechercher des lieux sombres et abrités : soit à la face inférieure des feuilles, soit à la base des troncs d'arbres ou dans les anfractuosités.

Une technique, moins laborieuse que celle qui consiste à travailler à vue, devra être mise au point ; il est probable qu'à l'aide des radioisotopes, il serait possible de détecter les spécimens à travers le limbe des feuilles.

Une expérience, dans une grande cage de 6 m $\times$ 3 m $\times$ 2 m de hauteur et renfermant un buisson, des herbes, des plantes basses et des troncs d'arbres, n'a donné aucun résultat ; les glossines captives ont tendance à se poser sur les montants de la charpente ou à se réfugier au plus haut, dans les coins de la cage. Le comportement de l'insecte est donc perturbé et aucune conclusion valable ne peut être tirée de ce genre d'expérience.

2 — LES LIEUX DE REPOS NOCTURNES.

L'étude des lieux de repos nocturnes a été réalisée dans la forêt de Poa, dont la description a été faite au chapitre I (p. 38) et en appliquant le protocole présenté au chapitre II (p. 66).

— Déroulement des expériences.

L'ensemble de l'étude comporte trois expériences. La première, sur les mâles, a duré neuf semaines, du 8 mai au 30 juin 1967 (première partie de la saison des pluies) ; la

seconde expérience, avec lâcher de mâles et de femelles, a eu lieu du 2 au 27 octobre (fin des pluies - début de saison sèche) ; enfin, la dernière expérience, en mars 1968, n'a porté que sur environ 400 spécimens lâchés dont 13 seulement ont été retrouvés.

La perte des spécimens marqués, au cours des diverses opérations, est très irrégulière ; la moyenne, selon la période de l'année, varie de 14,5 à 18,1 % pour les mâles (Tabl. XLI). Le pourcentage des individus observés augmente sans cesse, d'une semaine à l'autre. Pour évaluer cet effet cumulatif, les glossines lâchées la 7^e semaine ont été marquées avec du papier réfléchissant blanc ; 15,2 % de ces dernières ont été observées en fin de semaine et 9,4 % quatorze jours plus tard, alors qu'il restait encore 3,1 % des rouges de la semaine précédente.

Au début de la seconde expérience, en octobre, le pourcentage observé (10,4 %) la première semaine, était d'emblée sensiblement égal au dernier pourcentage observé

TABLEAU XLI

Effectifs hebdomadaires des *G. p. gambiensis* marquées, lâchées et observées dans leurs lieux de repos nocturnes, dans la forêt de Poa.
(R : papier réfléchissant rouge ; B : papier réfléchissant blanc).

Expérience	Semaine	Nombre marqué	Indispo- nibilité %	Nombre lâchés	Spécimens observés Nombre	%	Remarques
Mâles du 8 mai au 11 juillet	1 ^e	817	26	603 (R)	31 (R)	5,1	
	2 ^e	759	15	644 (R)	43 (R)	6,8	
	3 ^e	1115	16	932 (R)	58 (R)	6,3	
	4 ^e	770	10,5	689 (R)	50 (R)	7,2	
	5 ^e	751	15,7	633 (R)	76 (R)	12,0	
	6 ^e	556	26,4	409 (R)	103 (R)	25,2	
	7 ^e	409	21,0	323 (B)	13 (R) 49 (B)	3,1 15,2	(1) (2)
	8 ^e	640	16,5	534 (B)	—	—	
	9 ^e	—	—	—	(1) (R) 50 (B)	0,2 9,4	
		—	—	—	0 (R) 55 (B)	0 10,2	(3)
Total		5817	18,1	4767	529	11,1	
Mâles du 2 au 27 octobre	1 ^e	526	15	444	46	10,4	
	2 ^e	474	15	404	53	13,1	
	3 ^e	290	17	242	56	23,1	
	4 ^e	308	10	276	38	14,0	
Total		1598	14,5	1366	193	14,1	(4)
Femelles du 9 au 27 octobre	1 ^e	232	23	179	28	15,6	
	2 ^e	—	—	—	2	—	
	3 ^e	—	—	—	2	—	

(1) Le pourcentage de « rouge » est calculé sur le nombre lâché la 6^e semaine ; l'observation a eu lieu le lundi de la 8^e semaine.

(2) L'observation n'a pu avoir lieu en raison de la pluie ; elle a été reportée le lundi de la 9^e semaine.

(3) 2^e observation, le vendredi de la 9^e semaine.

(4) 1 spécimen capturé sur un observateur ; dont il n'est pas tenu compte dans les tableaux suivants.

en juillet (10,2 %). Ce fait suggère que la proportion des glossines retrouvées pourrait dépendre, aussi, des facteurs climatiques saisonniers. La proportion des spécimens retrouvés ne diffère pas entre sexes ($\chi^2 = 3,500$ pour 1 d. d. l.).

— Le substrat végétal.

Pour l'ensemble de la galerie forestière, a été dressé un inventaire des types de plantes et des organes qui servent de supports aux glossines ; la fréquentation relative de ces derniers a été calculée en pourcentage du nombre total de spécimens observés dans chaque expérience (Tabl. XLII). Il n'existe pas de différence significative entre la répartition du mois de juillet et celle du mois d'octobre ($\chi^2 = 6,467$ pour 3 d. d. l.),

TABLEAU XLII

Répartition, sur les organes végétaux, des mâles et des femelles de
Glossina palpalis gambiensis dans leurs lieux de repos nocturnes
(galerie forestière de la forêt classée de Poa).

Type végétal et organe	Effectifs observés pendant les périodes						9/III
	2-V/7-VII		6-27-X				
	M (1)		M		F		M
<i>Feuilles vertes</i>							
Petites plantes	417	(78,8 %)	140	(72,9 %)	23	(69,17 %)	12 (92 %)
Arbustes, buissons	20		10		1		
Arbres	10		1		0		
Herbes	13	(9,2 %)	3	(7,8 %)	2	(9,1 %)	1 (8 %)
Palmiers	3		0		0		
Lianes	2		0		0		
Plantes grimpantes	1		1		0		
<i>Feuilles sèches</i>							
Petites plantes	26		12		4		
Arbustes, buissons	0		5		0		
Arbres	0	(6,4 %)	0	(9,9 %)	0	(12,1 %)	
Palmiers	2		0		0		
Au sol	6		2		0		
<i>Tronc</i>							
Arbuste	0		1		0		
<i>Tiges-Pétiols</i>							
Petites plantes, lianes		(5,4 %)		(9,4 %)		(9,1 %)	
herbes : vertes	8		7		2		
: sèches	3		5		1		
Branches	7		1		0		
Brindilles, bois sec	8		4		0		
Racines	1		0		0		
Fruit	1		0		0		
Au sol	1		0		0		
Nombre total de glossines observées							
	529		192		33(2)		13

(1) M : Mâles ; F : Femelles.

(2) Dont 1 non marquée.

lorsqu'on considère quatre grandes catégories de supports : feuilles vertes de petites plantes, feuilles vertes des autres plantes, feuilles sèches et autres supports (troncs, tiges, etc...).

Les trois quarts des femelles et des mâles apprécient les feuilles vertes des petites plantes (différence non significative : $\chi^2 = 0,106$ pour 1 d. d. l.), alors que le reste choisit les feuilles vertes et sèches de divers types de plantes (environ 15 %), de préférence aux autres organes. Pratiquement, aucune glossine ne fréquente un support autre que végétal ; sur sept exemplaires vus au sol, six étaient sur des feuilles sèches.

— La position dans l'espace.

La position de chaque glossine observée au repos, sur chaque rive, a été enregistrée en prenant pour référence le sol (hauteur) et le bord du lit du ruisseau (éloignement) (fig. 36).

MALES.

Toutes les mesures relevées sur les 700 m de la section expérimentale de la galerie, pour chacune des trois expériences, ont été projetées sur un plan idéal, vertical et perpendiculaire à l'axe du ruisseau. Ce plan est divisé en trois parties : la rive gauche, le lit, la rive droite. Pour chaque rive, le bord du lit représente l'origine des abscisses qui sont graduées de 25 cm en 25 cm, jusqu'à 2 m, puis de 50 cm, au-delà. Les ordonnées sont graduées de 10 en 10 cm, avec en plus, la mention « sol » à 0. On obtient ainsi un quadrillage de l'espace dont chaque rectangle élémentaire mesure 10 cm $\times$ 25 cm jusqu'à 2 m et 10 cm $\times$ 50 cm, au-delà ; le premier de ces rectangles constitue ce que nous conviendrons d'appeler « une unité spatiale ». La répartition des observations dans les diverses unités spatiales permet ainsi de distinguer des zones de densité différente. Comme les effectifs totaux pour chaque rive et chaque période sont inégaux, il nous faut trouver une unité de référence ; cette unité est le total de chaque rive, en chaque période. Les zones de densités sont délimitées en se fondant sur trois critères : effectifs des unités spatiales, contiguïté des unités et obtention d'un pourcentage se rapprochant de 25 %. La zone I est englobée par la zone II (25 %), à son tour englobée par la zone III (25 %) ; au-delà, la dispersion est grande, mais on peut distinguer une zone IV et une zone V. Un exemple du détail des opérations est donné dans la figure 36,D.

La population se concentre dans un « noyau » central (zone I) situé entre 10-20 cm de hauteur et 50-75 cm de largeur, à partir de 50 cm du bord du ruisseau, pour la rive droite, et de 75 cm, pour la rive gauche. Autour se répartissent des zones de densité de plus en plus faible, ou, en d'autres termes, les mêmes proportions de la population se répartissent dans un espace de plus en plus grand. Les trois premières zones subissent une contraction, lorsque les pluies ont cessé (octobre).

Afin de tester l'homogénéité des résultats, les classes suivantes ont été distinguées : pour la hauteur : sol-10 cm, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50, et au-delà de 50 cm ; pour la distance latérale : lit, 0-49, 50-99, 100-149, 150-199, 200-249, et au-delà de 250 cm. Les classes sont fusionnées lorsque les effectifs sont insuffisants.

Pour la répartition en hauteur, il apparaît une différence significative entre les deux rives, au mois de mai-juin ($\chi^2 = 11,721$ pour 5 d. d. ll.) ; dans les autres cas, aucune différence n'a été mise en évidence (rive droite/rive gauche, en octobre : $\chi^2 = 2,890$

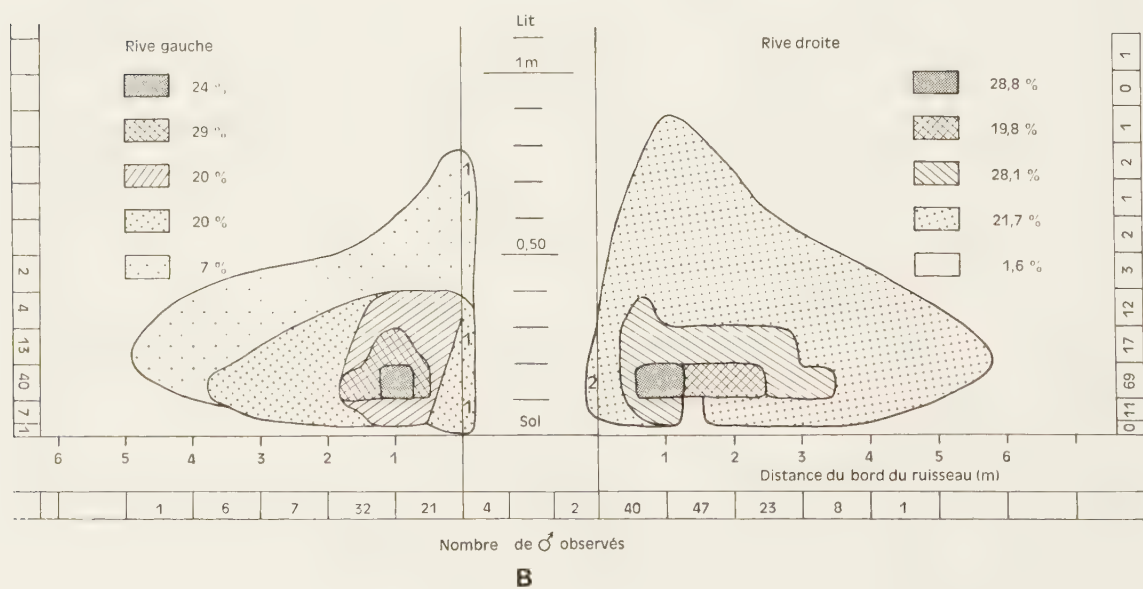
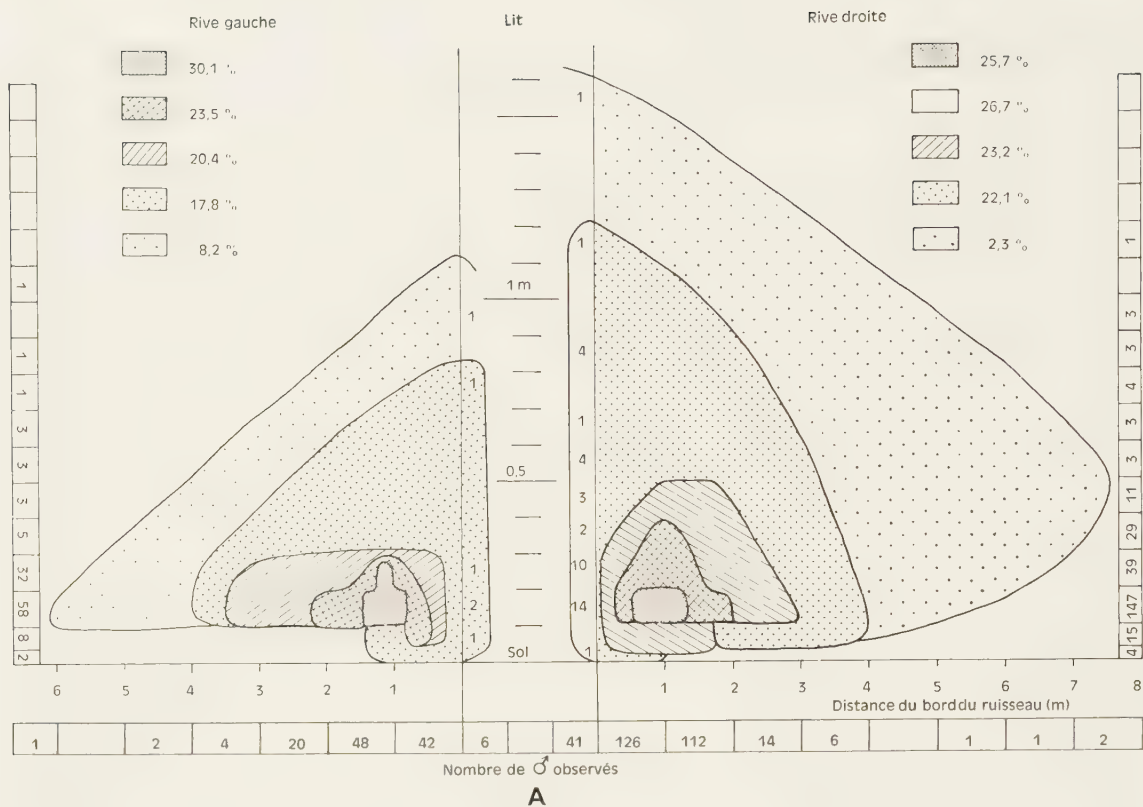


Fig. 36.

pour 4 d. d. l. ; saison des pluies/octobre, pour la rive droite : $\chi^2 = 3,712$ pour 5 d. d. l., pour la rive gauche : $\chi^2 = 2,542$ pour 3 d. d. l.).

Pour la répartition horizontale, une différence très significative apparaît entre les deux périodes, dans le cas de la rive droite ($\chi^2 = 41,712$ pour 6 d. d. l.) ; dans les autres cas, aucune différence (rive gauche, entre périodes : $\chi^2 = 1,374$ pour 5 d. d. l. ; en octobre, entre rives : $\chi^2 = 7,488$ pour 5 d. d. l.).

Ces résultats ne sont pas consistants, sans doute parce que les effectifs de la rive gauche sont trop faibles, mais il est évident que les mâles choisissent un lieu à leur convenance, selon la configuration des rives (différence entre rives) et les conditions climatiques (différence entre périodes).

En octobre, la population a tendance à s'étaler sur les substrats bas.

Au mois de mars 1968, 13 mâles ont été observés, dont 7 posés dans le lit du ruisseau.

FEMELLES.

Les femelles ont fait l'objet d'une expérience très limitée, au mois d'octobre ; 33 ont été retrouvées au repos. Elles présentent les mêmes tendances que les mâles.

MALES ET FEMELLES AUTOCHTONES (NON MARQUÉS).

Au cours de la recherche des spécimens marqués, des glossines autochtones, non marquées, ont été vues : 11 femelles et 4 mâles dont la répartition est tout à fait comparable à celle des marquées. En effet, dans la zone I (voir avant) se trouvent 23,8 % de marquées et 25,0 % de non marquées (différences non significatives : zone I : $\chi^2 = 0,110$ pour 1 d. d. l. ; zone II : $\chi^2 = 0,322$ pour 1 d. d. l.). Parmi les femelles autochtones, 6 ont été trouvées près d'un mâle, à une distance de 5 à 20 cm ; un couple a été aperçu à 15 cm de hauteur et à 50 cm du ruisseau, sur une plante herbacée.

— Écidioclimat des lieux de repos.

G. palpalis gambiensis présente nettement une tendance à choisir, dans l'espace et parmi les substrats disponibles, ses lieux de repos nocturnes. Afin de vérifier si ce choix est orienté vers un écidioclimat particulier, il a été procédé à des relevés de température et d'humidité relative en différents points de la galerie, le 7 juillet 1967, en adoptant la technique décrite au chapitre II (p. 43-44).

Les feuilles de papier au thiocyanate de cobalt ont été fixées, vers 18 h 30, à différentes hauteurs et distances du bord de l'eau et relevées, plus tard, au cours de la progression à travers la galerie (fig. 37). La température et l'humidité varient très peu dans l'espace. Il ne faut pas s'en étonner, puisqu'en saison des pluies, les amplitudes sont très faibles et que la nuit, il y a, en l'absence de rayonnement solaire, homogénéisation des éléments climatiques. Il est possible que le facteur déterminant du choix soit le gradient de gaz carbonique. La nuit, les plantes rejettent ce gaz ; plus lourd que les autres composants de l'air, il doit descendre vers le sol et se répartir le long d'un gradient ; l'atmosphère est calme, la nuit, et il n'y a pas de courant de convection qui remue et mélange les composants ; il existe, cependant, un léger courant d'air d'amont vers l'aval, au ras du sol ; nous l'avons observé lors d'un essai de nébulisation d'insecticide, après le coucher du soleil.

On connaît des insectes qui se déplacent activement sous l'effet des gradients de

température, d'humidité et de gaz carbonique (KLINGER, 1958, cité in SCHNEIDER, 1962, p. 235).

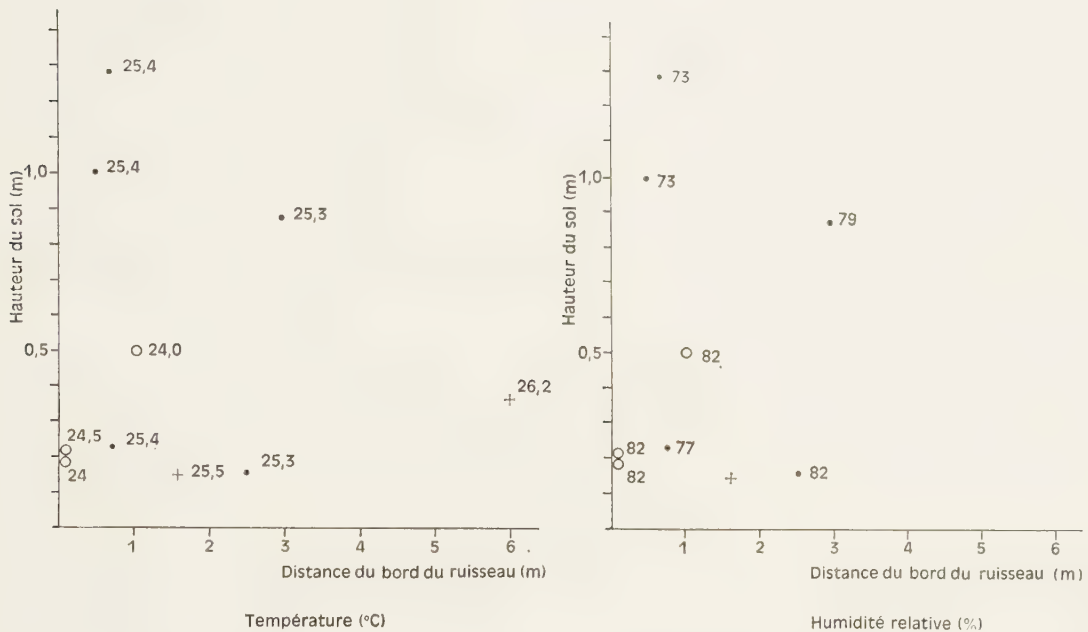


Fig. 37. — Température et humidité relative relevées le 7 juillet 1967, aux lieux de repos nocturnes de la forêt de Poa : dans la section XII à 19 h. 20 (points), dans la section XI (croix) à 19 h. 40 et dans la section I à 21 h. 15 (cercles).

— Position et attitude des glossines sur le substrat.

Les mâles observés sur la rive droite, en mai-juin et octobre, ont été répartis en : verticaux, obliques et horizontaux pour lesquels ont été relevés les pourcentages respectifs : 48,5 %, 19,4 % et 31,9 % ($n = 263$) en mai-juin et 42,3 %, 32,5 % et 25,2 % ($n = 123$) en octobre ; la différence entre les deux périodes est significative ($\chi^2 = 8,135$ pour 2 d. d. l.), sans que l'on puisse en trouver l'explication.

Au cours de l'expérience réalisée pour mettre en évidence le rythme des repas (p. 148), la position des spécimens gorgés, intermédiaires et affamés a été enregistrée. Malgré la petite taille des effectifs, on a pu constater que l'attitude des mâles n'est pas influencée par leur statut alimentaire. Chez les femelles, il semblerait au contraire que les gorgées demeurent verticales et les affamées, horizontales.

G. palpalis gambiensis a tendance à se placer à l'extrémité des feuilles, tout au moins sur leur tiers distal. Au mois d'octobre, sur la rive droite, 59 mâles sur 107 et 7 femelles sur 14, qui s'étaient posés sur des feuilles, ont choisi cette position : soit 54,5 % pour les deux sexes (pas de différence significative ; $\chi^2 = 0,128$ pour 1 d. d. l.).

La glossine dirige son corps parallèlement à la nervure principale de la feuille, la tête le plus souvent tournée vers la tige et, lorsqu'elle se trouve ailleurs, c'est la plupart du temps en position marginale, vers le milieu de la feuille, mais toujours parallèlement à la nervure principale. Sur les brindilles, elle se tient à l'extrémité la plus élevée.

— Groupement des lieux de repos.

Compte tenu de la répartition générale des spécimens observés au repos, il est estimé qu'une superficie comprise entre 1 et 10 m² peut tenir lieu de référence pour juger de la densité.

Sur un effectif de 529 mâles observés en mai-juin, 348 (65,8 %) étaient isolés, 58 étaient par 2, 45 par 3, 36 par 4, 20 par 5, 6 par 6, et 16 par 8 ; en outre, 16 se trouvaient par deux sur la même plante, 2 sur la même feuille et un couple *in copula*.

— Dispersion le long de la galerie.

La galerie forestière a été divisée en 14 sections de 50 mètres entre deux obstacles : un pont en amont et un seuil rocheux en aval.

TABLEAU XLIII

Répartition le long de la galerie forestière de *Poa* des mâles observés dans leurs lieux de repos nocturnes, dans 14 sections de 50 mètres.

SAISON	DES PLUIES			DÉBUT DE SAISON SECHE			
Expérience	A	B	C	D	E	F	G
Date de lâcher	19-22 Juin	27-29-30 Juin	27-29-30 Juin	6 Octobre	11-13 Octobre	18-20 Octobre	18-20 Octobre
Date d'observation	26 Juin	3 Juillet	7 Juillet	6 Octobre	13 Octobre	20 Octobre	27 Octobre
I	0	5	0	0			
II	0	0	1	22	1		
III	0	4	2	16			
IV	0	3	0	0			
V	1	2	2	0		1	
VI	4	0	2	0		2	
VII	2	6	13	0		4	
VIII	6	7	14	2	6	38	
IX	13	8	4	2	23	7	
X	6	4	1	1	11	0	
XI	10	6	11	0	2	2	
XII	5	3	5	2	2	1	
XIII	12	3	0	1	7	0	
XIV	3	1	1	0	1	1	
TOTAL	62	52	56	46	53	56	38

L* : Lieu de lâcher

Dans 4 expériences sur 7 (Tabl. XLIII) les glossines ont disposé de 3 à 7 jours pour se disperser ; comme il s'agit de mâles et que l'on sait qu'ils sont particulièrement actifs, on peut admettre que, durant le laps de temps entre lâcher et observation, ils ont eu le temps de sortir plusieurs fois de leur retraite et de divaguer à travers la végétation. Les spécimens marqués, au repos, constitueraient donc des échantillons représentatifs de la population et, partant, exprimeraient bien les tendances qui guident la sous-espèce dans son choix des lieux de repos.

En saison des pluies, plusieurs jours après le lâcher, les mâles se répartissent en zones d'inégale densité (colonnes A, B, C, du tableau) : une zone centrale comprenant le point de lâcher et cinq sections et impliquant de 60 à 75 % de l'échantillon, des zones de moindre densité encadrant la précédente. Lorsque le point de lâcher est assez bas (section XII), les glossines sont absentes des sections I à VI. La section X, incluse dans la zone centrale, a été relativement peu fréquentée au cours des trois expériences.

En début de saison sèche, lorsque l'observation a eu lieu le jour même du lâcher (colonnes D, E, F du tableau), les glossines ont été retrouvées dans une zone de concentration comprenant deux ou trois sections seulement et impliquant de 75 à 87,5 % de l'échantillon. Dans le cas du lâcher dans la section II (colonne D), les glossines qui se sont dispersées ont gagné les sections VIII à XIV et ont évité les sections IV à VII ; dans le cas des lâchers dans les sections IX (colonne E) et VIII (colonne F), s'est manifestée la même prédilection pour les sections VIII à XIV.

Lorsque l'observation a été différée (colonne G), les glossines sont demeurées dans une zone de concentration, autour du point de lâcher, comprenant trois sections ; le reste de l'échantillon s'est dispersé de part et d'autre, mais sans pénétrer dans les sections VI à I. On retrouve donc la même désaffection pour la section X, sauf dans l'expérience E (colonne E) où le lâcher a eu lieu tout près.

Les résultats obtenus dans ces sept expériences sont concordants ; les glossines demeurent pendant sept jours au moins et en assez forte proportion, à moins de 150 m, en saison des pluies, et à moins de 75 m, en saison sèche, de leur point de lâcher ; celles qui se dispersent au-delà, font, en saison sèche, un choix en évitant les sections sans doute défavorables.

En portant sur un plan de la galerie (non publié) l'emplacement de chaque glossine observée sur la rive droite, on constate que les lieux de repos sont concentrés le long de la rive convexe des méandres. C'est en effet le long de cet élément géomorphologique que croissent les petites plantes, support le plus apprécié de *G. palpalis gambiensis*, là où le niveau du sol est proche de celui de l'eau.

Conclusions.

G. palpalis gambiensis choisit, la nuit, des lieux de repos près du sol, dans la partie la plus basse de la galerie, près de l'eau, sans doute attirée par le gaz carbonique concentré dans la couche inférieure de l'atmosphère. Il semble qu'elle se perche sur l'extrémité des organes et des plantes basses comme pour « prendre le vent ».

Les lieux de repos diurnes qui n'ont pu être étudiés en raison des difficultés d'observation, sont peut-être choisis en fonction d'autres facteurs plus importants pour la survie : l'ombre, la température, l'humidité et l'évaporation.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ANIMAUX

Dans son « système biotique » la glossine est en relation avec son hôte ⁽²⁹⁾, ses prédateurs et ses parasites.

I — Relations avec l'hôte

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Dans le chapitre intitulé : « Sources of food », BUXTON (1955, p. 136-166) a fait le point des connaissances acquises en matière de préférences alimentaires. Depuis que la technique du « test des précipitines » est utilisée, de grands progrès ont été réalisés pour préciser l'identité des hôtes. Une synthèse des travaux, portant sur 22.000 repas sanguins, a permis de classer les préférences des espèces et sous-espèces en cinq groupes (WEITZ, 1963, 1964) :

— Groupe 1 : Surtout sur suidés et bovidés, très peu sur oiseaux et primates : *G. swynertoni*, *G. austeni*, *G. tabaniformis*, *G. fuscipennis*.

— Groupe 2 : En proportion égale sur suidés et bovidés (antilopes) : *G. morsitans morsitans*, *G. m. orientalis*, *G. m. submorsitans*.

— Groupe 3 : Surtout sur bovidés (guib harnaché) : *G. pallidipes*, *G. longipalpis*, *G. fusca*.

— Groupe 4 : Sur hôtes disponibles au bord des cours d'eau, des lacs et des trous d'eau (reptiles : varans et crocodiles ; bovidés : guib harnaché ; homme ; suidés) : sous-espèces de *G. palpalis* et de *G. fuscipes*, *G. tachinoides*.

— Groupe 5 : Gros mammifères (rhinocéros, éléphants, buffles, hippopotames et potamo-chères) : *G. longipennis*, *G. brevipalpis*.

Dans son chapitre 9, intitulé « Food », GLASGOW (1963, p. 118-135) donne en tableaux, pour chaque espèce, des résultats obtenus dans divers pays.

Le problème essentiel est celui de la discrimination, parfois très marquée, à l'égard des hôtes. WEITZ (*loc. cit.*) fait remarquer que, dans de nombreuses aires, les préférences ne sont pas dues au recouvrement de l'habitat de la glossine par celui de l'hôte, bien que, dans d'autres lieux, le choix de l'hôte est nettement influencé par sa disponibilité. D'autre part, des espèces telles que *G. morsitans*, en Ouganda, sont capables de s'adapter à divers hôtes. *G. palpalis* peut être qualifiée d'espèce « opportuniste ».

GLASGOW (*op. cit.*, p. 131) mentionne aussi des espèces de mammifères qui abondent et sont rarement des hôtes ou même ne le sont pas du tout (*Cephalophus* sp., *Gazella* sp., *Kobus* sp., *Aepyceros* sp., *Alcelaphus* sp., *Equus* sp. (= zèbre), *Papio* sp. et *Rhynchotragus* sp.).

Pour les deux auteurs précités, le mécanisme de la discrimination est obscur ; dans certains cas, l'explication paraît évidente, comme c'est le cas pour le phacochère qui se repose sous les arbres fréquentés par les tsé-tsés ; si ce mammifère est apprécié, c'est parce qu'il y a correspondance entre le comportement du vecteur et celui de l'hôte.

Le problème des relations entre les glossines et leurs hôtes présente, en outre, un aspect quantitatif que l'on a jusqu'ici négligé ; toutefois, quelques tentatives pour évaluer l'abondance de l'hôte ont été rapportées (GLASGOW, *op. cit.*, p. 134-135).

Dans une aire située près du lac Victoria, les populations de mammifères et de *G. pallidipes* ont été estimées et on en a déduit que, chaque jour, chaque animal subissait 291 piqûres et perdait 17,5 g de sang (GLASGOW et WILSON, 1953).

(29) GLASGOW (1963, p. 120) fait remarquer qu'il n'y a pas d'autre terme que celui d'« hôte » pour désigner les animaux sur lesquels se nourrissent les tsé-tsés (et les hématophages en général) mais que son emploi est discutable, car, objecte-t-il, la relation entre une tsé-tsé et son hôte est clairement différente de celle entre une tique ou une puce et son hôte ; il ajoute, en outre, qu'il s'agit, cependant, d'une différence de degré.

Dans un essai sur *G. swynnertoni*, (LAMPREY *et al.*, 1962), on a conclu que chaque phacochère perdait de 13 à 27 g de sang par jour. A ce propos, GLASGOW (*op. cit.*, p. 135) fait remarquer que si l'on peut accepter qu'un animal bien nourri, pesant 100 kg, peut perdre 20 g de sang par jour sans effets néfastes, il est douteux qu'il puisse en perdre une quantité dix fois plus grande ; ainsi, le point de vue classique selon lequel « là où il y a de la nourriture pour 100 tsétsés il y en a pour 1000 » doit être remis en question.

Le problème est complexe et il semble que ce sont plutôt les occasions de piqûres qui doivent être prises en considération. Dans un gîte, il existe des populations d'espèces qui ont leurs habitudes, un rythme d'activité particulier.

Il résulte de l'importance numérique de l'hôte et de la durée de son exposition aux piqûres, une disponibilité théoriquement grande mais, en fait, limitée aux quelques glossines qui ont la chance de se trouver au bon endroit et au bon moment. On conçoit qu'il puisse y avoir « rareté dans l'abondance » (« scarcity amid plenty » d'ANDREWARTHA et BIRCH, 1954, p. 491-494).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Au cours des dissections de routine effectuées dans la forêt classée du Kou et au cours de la recherche des lieux de repos nocturnes dans la forêt de Poa, les spécimens gorgés ont été trouvés en petits nombres ; le contenu de leur intestin a été étalé sur disques de papier (p. 50-51). Le test des précipitines a été effectué au Lister Institute de Londres (p. 52).

Les résultats de la forêt du Kou (Tabl. XLIV) portent sur 92 repas. Les animaux les plus fréquentés sont les reptiles (54,3 %) ; varans et crocodiles sont abondants dans la forêt (p. 37-38). L'homme est apprécié (26,1 %) ; il se trouve dans la forêt pour y travailler, cueillir, pêcher et se baigner (p. 38). Le reste des repas fait apparaître que les bovidés sont piqués en proportion non négligeable (15,4 % dont 2,2 % confirmés pour le guib harnaché). Certaines déterminations ont été arrêtées au niveau du groupe (primates ou mammifères), pour 4,2 % de l'ensemble des échantillons.

TABLEAU XLIV

Analyse, par le test des précipitines, des repas de sang de *G. p. gambiensis* capturées dans la forêt classée du Kou (K) et dans la forêt classée de Poa (P).

Gîte	Période (mois)	Nombre de repas	Reptiles	Homme	Pri-mates	Mammi-fères	Bovidés	Guib harnaché
K	VII-VIII	16	4	11		1		
K	de VI à IX	44	26	10			6	2
K	VI	32	20	3	2	1	6	
P *	VI-VII	7	7					

* Glossines capturées la nuit au repos.

Dans la forêt de Poa, les 7 exemplaires capturés au repos, la nuit, s'étaient nourris sur reptiles.

Peu de glossines sont trouvées gorgées ; aussi faut-il prolonger l'échantillonnage sur une longue période ; si la disponibilité des hôtes varie dans le temps, les échantillons ne sont pas représentatifs. Quoi qu'il en soit, nos résultats, dans leur ensemble, corroborent ceux de FOSTER (1963 c, 1964) obtenus au Liberia.

Sous-espèce riveraine des cours d'eau, lacs, mares et trous d'eau permanents,

G. palpalis gambiensis dispose, dans les galeries et les bois de la savane, d'hôtes variés que l'on peut classer en :

— hôtes largement disponibles : ce sont les reptiles (varans et crocodiles) qui vivent en permanence dans l'eau ou au bord et ne quittent généralement pas leur habitat ;

— hôtes disponibles occasionnellement ; ce sont les bovidés et en particulier les antilopes qui ne s'éloignent jamais beaucoup des cours d'eau (guib harnaché) ou qui viennent boire ou se reposer à l'ombre ;

— l'homme qui vient couper du bois, pêcher, se laver, ou cultiver les champs proches des gîtes.

Conclusions.

G. palpalis gambiensis, en savane de l'Afrique de l'Ouest, manifeste les mêmes préférences qu'en forêt et peut se placer dans le groupe 4 de WEITZ, à côté des autres espèces riveraines.

II — Les parasites

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La plus grande partie du chapitre 12 de l'ouvrage de BUXTON (1955, p. 397-439) est consacrée au parasitisme ; les trypanosomes font l'objet du chapitre 15 (p. 591-659). Nous ajouterons à cette synthèse les travaux récents.

FOSTER (1963 *a*) a trouvé, chez *G. palpalis gambiensis*, au Liberia, des Mermithidae.

BAKER (1958) a montré, sans confirmation de signification statistique, que des *G. morsitans* infestées par *Trypanosoma brucei* vivent plus longtemps que les spécimens non infestés.

SQUIRE (1951 *a*, 1954) a montré, par sa méthode de détermination de l'âge (p. 109), que *G. palpalis gambiensis* présente des taux d'infestation plus élevés dans les groupes d'âge supérieurs, mais il a au contraire, observé, au Ghana, une disparition des infestations du labre (SQUIRE, 1959).

Dans ses travaux, HARLEY (1966 *a*, 1966 *b*, 1966 *c*, 1967 *a*) a étudié la relation entre l'âge physiologique et le taux d'infestation. Les types *vivax* ⁽³⁰⁾ et *congolense* d'infestation n'apparaissent que lorsque la glossine est âgée d'environ 15 jours ; les infestations du type *brucei* ne se rencontrent que chez les individus de plus de 35 jours d'âge. L'incidence des infestations mûres du type *vivax* augmente avec l'âge jusqu'à 25 jours.

WIJERS (1958, 1960) confirme que l'infestation se développe si la glossine prend son repas infestant le premier jour de sa vie imaginale, c'est-à-dire, lorsqu'elle prend son premier repas.

Les travaux de WILLETT (1960, 1966 *a*, 1966 *b*) sur la formation de la membrane péritrophique expliqueraient les observations faites par les auteurs précédents.

On a mentionné des infestations plus importantes chez les mâles que chez les femelles (VANDERPLANK, 1947 ; PIRES *et al.*, 1950) ou inversement, plus importantes chez les femelles que chez les mâles (SQUIRE, 1951 *a*, 1954 ; HARLEY, 1967 *a*). D'après BUXTON (*op. cit.*, p. 633), il faut être prudent pour interpréter ces différences, car il est possible que l'expérimentation provoque une mortalité différentielle des sexes et que l'échantillonnage ne soit pas représentatif.

L'incidence des trypanosomes peut varier en fonction des saisons ; au Sierra Leone, le taux d'infestation du type *vivax* est plus élevé à la période des fortes pluies que durant le

(30) Le type d'infestation est défini par sa localisation : type *vivax* dans la trompe, type *congolense* dans l'intestin et le proboscis, type *brucei* dans les glandes salivaires, et type *grayi* dans l'intestin moyen et l'intestin postérieur.

reste de l'année (SQUIRE, 1951 *a* ; FOSTER, 1963 *b*). Le même fait a été observé, pour *G. palpalis*, de juillet à septembre, au Nigeria du nord (NASH et PAGE, 1953).

La liste des insectes parasites (BUXTON, *op. cit.* p. 414-417) n'est pas close (SAUNDERS, 1960 *b* ; GRUVEL et BALIS, 1964).

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Sauf dans le cas de la recherche systématique des trypanosomes, qui nécessite une technique particulière (p. 48-49), les autres parasites que nous mentionnons ont été découverts au cours de l'examen externe des glossines ou de leur dissection.

1 — TRYPANOSOMES.

L'examen de 757 glossines (Tabl. XLV) du gîte de la forêt du Kou et de la forêt de Poa nous permet de faire des comparaisons entre sexes, groupes d'âge et gîtes et de connaître l'importance des différents types d'infestation.

TABLEAU XLV

Infestation de *G. palpalis gambiensis* par les trypanosomes localisés dans le labre (L), l'hypopharynx (H), les glandes salivaires (Gs), l'intestin moyen (Im), l'intestin postérieur (Ip) ou dans plusieurs organes en même temps (LHIm, HIm, ImIP).

Sexe	Gîte	Date	Age	Nombre	Lieu d'infestation										% d'infestation totale
					L	H	Im	Ip	Gs	LHIm	HIm	ImIP	?		
♂	Forêt du Kou	1-IV à 10-V	—	249	0	1	4	4	0	0	2	0	1	4,7 %	
♂	Forêt de Poa	13-24-V	—	108	0	0	2	1	0	0	0	2		4,6 %	
♂	Forêt du Kou	27-V à 6-VI	T	9		1									
			1	111			6	2			1		9,7 %		
			2	43			3			1	1				
			3	21		1	2								
			4	8			2	1					40 %		
			5	2				1							
			?	6											
			Total	200		2	13	4			1	2		11,0 %	
♀	Forêt du Kou	27-V à 6-VI	Oa	60										2,8 %	
			Ob	11			1								
			Oc	33			1	1							
		1-VII	I	23			1	1					3,3 %		
			II	19											
			III	17											
			IV	12		1									
			V	7									8,5 %		
			VI	10				1							
			VII	6						1					
			?	2											
Total	200		1	3	3		1			4,0 %					

Le taux d'infestation total des mâles pendant la période d'avril-mai est identique pour les deux gîtes (4,6 % et 4,7 %).

La proportion des mâles infestés de la forêt du Kou augmente au début de la saison des pluies pour atteindre en mai-juin, 11,0 % (différence significative entre les deux périodes : $\chi^2 = 6,052$ pour 1 d. d. l.).

Dans le même gîte et pendant la même période, les femelles ont présenté un taux d'infestation bien inférieur à celui des mâles ; la différence est très significative ($\chi^2 = 7,060$ pour 1 d. d. l.) et pourrait s'expliquer par la plus grande activité déployée par ces derniers. En effet, les mâles sortent de leur retraite plus souvent que les femelles et ont l'habitude de se nourrir avant d'être affamés, alors que les femelles ne viennent à l'hôte qu'à l'état affamé et plus rarement que les mâles. Les chances de s'infester sont donc plus grandes pour le mâle que pour la femelle. Cette hypothèse semble bien confirmée par le fait suivant : les femelles, bien que plus nombreuses mais moins actives que les mâles, sont capturées en moins grand nombre que ces derniers ; au cours de la journée du 27 mai 1968, par exemple, 61 femelles et 125 mâles ont été capturés ; or, pour 200 femelles et 200 mâles disséqués durant la même période, 8 femelles et 22 mâles ont été trouvés infestés. Si les effectifs capturés reflètent bien les niveaux relatifs d'activité des deux sexes, le rapport nombre de mâles / nombre de femelles ne doit pas différer du rapport nombre de mâles infestés / nombre de femelles infestées ; c'est ce que met en évidence le test statistique (différence non significative : $\chi^2 = 0,444$ pour 1 d. d. l.).

Cette différence sexuelle particulièrement importante est due aussi au fait que la plus grande partie des infestations peut être attribuée à *T. grayi* Novy du crocodile. Or, cet animal est un hôte abondant et constamment disponible dans la forêt du Kou. Il est donc logique que, par le jeu de la loi des grands nombres, les mâles présentent des infestations du type *grayi* plus nombreuses que celles des femelles. Il est aussi remarquable que, dans les échantillons de 200 individus des deux sexes, on ne trouve que 3 mâles et 2 femelles avec une infestation de l'hypopharynx (simple ou mixte).

Le nombre d'individus infestés augmente avec l'âge. Chez les mâles, l'analyse a été faite en distinguant trois classes d'âge résultant de la fusion des groupes de Jackson. Les mâles ténéraires ne sont pas pris en considération, puisque, par définition, ils n'ont encore pas pris de repas de sang. Une différence significative apparaît ($\chi^2 = 8,574$ pour 1 d. d. l.) ; l'individu ténéral porté infesté a peut-être pris un premier repas très léger, ou la détermination de son âge est erronée.

Chez les femelles, les groupes d'âge physiologique ont été fusionnés en trois classes, mais aucune différence significative n'apparaît, car le nombre d'infestées observé est trop bas. (Test exact de Fisher : $2p = 0,749$, entre nullipares et jeunes pares ; $2p = 0,532$, entre jeunes et vieilles pares).

D'après les organes infestés, on peut déduire que trois espèces de trypanosomes sont transmis couramment dans les galeries forestières de la région de Bobo-Dioulasso : *T. grayi*, *T. vivax*, *T. congolense*. Les chèvres qui sont utilisées pour nourrir l'élevage de la station du Kou sont souvent atteintes de trypanosomiase à *T. congolense*. Un cas à *T. brucei* a été également signalé.

2 — AUTRES PROTOZOAIRES.

En cherchant les trypanosomes, nous avons observé un protozoaire qui traversait rapidement le champ du microscope. Il avait 1,5 fois la taille d'un trypanosome et portait une membrane en spirale.

3 — MERMITHIDAE.

En disséquant, nous avons trouvé, durant la saison des pluies, des larves de *Mermis* dans l'abdomen :

— 1 mâle parasité par un *Mermis* de 4 cm ; l'appareil génital paraissait normal et le corps adipeux abondant ;

— 1 mâle d'apparence normale, avec un parasite de 6 cm ;

— 1 femelle du groupe d'âge I a, avec des ovaires normaux ; le parasite mesurait 4,7 cm ;

— 1 femelle du groupe d'âge VII a.

G. palpalis gambiensis s'infeste donc, en saison des pluies, aussi bien en savane qu'en forêt (FOSTER, 1963 a). Le parasite ne semble pas provoquer de castration parasitaire ni affecter la longévité, puisqu'une des femelles était âgée d'au moins 80 jours.

4 — ECTOPARASITES.

Dans la forêt du Kou, du 18 au 30 juin 1970, 19 femelles sur 1 419 (1,3 %) portaient, en divers points de leur tégument, de petits acariens de couleur orangé. On peut en trouver plusieurs sur le même individu. De tels ectoparasites ont été trouvés sur *G. fuscipes fuscipes* ; ce sont des larves qui appartiendraient à l'espèce *Erythracoidea leptus* Latreille 1795 (KRAMPITZ et PERSOONS, 1967).

5 — INSECTES PARASITES.

Aucune pupa sauvage ou d'élevage n'a été trouvée parasitée par un insecte, probablement parce que les échantillons récoltés n'ont pas été assez abondants.

Conclusions.

G. palpalis gambiensis, vecteur de trypanosomes d'animaux sauvages et domestiques en Afrique Occidentale, est non seulement un insecte d'intérêt médical, mais un élément défavorable de l'économie.

Malgré l'absence d'observation d'insectes parasites, on peut néanmoins rencontrer les mêmes types de parasitisme qu'en forêt ou qu'en d'autres régions d'Afrique.

III — Les prédateurs

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La prédation est très difficile à observer dans la nature ; au lieu de surprendre l'acte au hasard, on peut analyser le contenu stomacal des vertébrés ou l'intestin des insectes prédateurs.

SOUTHON (1950 b), en collaboration avec WEITZ, a essayé de mettre au point une méthode sérologique. Il suffirait alors d'identifier les protéines spécifiques des glossines dans les résidus des repas. Cette méthode a déjà permis, aux Etats-Unis et au Canada, de reconnaître des prédateurs de larves de moustiques et de lépidoptères.

SWYNNERTON (1936, p. 236) a donné un tableau très complet de la chaîne d'attaque (chain

of attack) des glossines, dans laquelle l'auteur fait aussi intervenir l'interaction entre les ennemis et entre les compétiteurs.

BUXTON (1955, p. 397-403) pense que d'importants prédateurs tels que les réduviides, actives la nuit, pourraient intervenir et attaquer les glossines au repos. De nombreux vertébrés peuvent se nourrir d'insectes, ainsi que les oiseaux. Parmi les insectes, les plus connus sont les *Bembex*, *Sphex*, *Synabris*, les Asilidae et les libellules.

Les araignées seraient un facteur important de contrôle des populations (BUXTON, *op. cit.*, p. 402-403). On a cité le genre *Nephila* et la famille des Attidae (GLASGOW, 1963, p. 114-117).

Les pupes sont aussi attaquées (BUXTON, *op. cit.*, p. 410-413) ; on soupçonne le rôle de certains vertébrés, tels que la musaraigne géante et la mangouste. Les fourmis transportent les larves, mais beaucoup d'espèces ne s'y intéressent pas. Les Carabidae et les Elateridae seraient probablement des destructeurs ; un Melyridae a été vu dévorer des pupes.

SOUTHON (1958 *b*), qui a étudié les effets de la prédation sur une population de *G. swynnertoni*, distingue différentes phases de la vie durant lesquelles agissent divers prédateurs. A l'éclosion, la glossine demeure immobile et risque de tomber dans les puits des Myrmeleontidae ou de rencontrer des fourmis et des Carabidae. En vol, elle peut être attaquée par les oiseaux, les libellules, les Asilides et les Bembicidae, alors qu'au repos peuvent intervenir Mantidae, Réduviidae, araignées, coléoptères et Tettigoniidae. L'auteur a étudié particulièrement le cas de l'araignée identifiée comme *Hersilia setifrons* Lawrence, qui vit sur les troncs et les branches et ne tisse pas de toile ; 30 % de la mortalité quotidienne de *G. swynnertoni* pourraient être attribués à cette espèce. Des Salticidae ont été observées avec cette même proie.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les observations que nous avons faites sont fortuites.

Lorsque les pupariums vides ont été retirés de la terre après l'éclosion, au mois de mai (voir p. 163-164), des lots n'étaient pas complets. A ce moment-là, un animal que nous soupçonnons être une espèce de gros grillon, a dévoré une partie du tulle moustiquaire des cages d'éclosion. Il est donc possible que cet insecte ou un autre inconnu ait mangé des pupes. En outre, au mois de mai, les coléoptères sont abondants et leurs larves sont prédatrices.

Au cours des sorties nocturnes pour étudier les lieux de repos dans la forêt de Poa, des araignées appartenant à la famille des Theriidae et à celle des Clubionidae (cette dernière construit des toiles tendues) ont été découvertes avec une glossine entre leurs pattes ; l'une d'entre elles était perchée à 8 cm du sol, sur une herbe, étreignant une femelle ; une autre, sur une feuille sèche, à 29 cm de hauteur, avait capturé un mâle ; enfin, la toile d'une troisième avait intercepté un individu, sans doute en vol.

Deux des proies portaient un papier réfléchissant, mais cette marque n'est pas visible la nuit, en l'absence de rayon lumineux ; on peut donc considérer ces deux araignées comme des prédateurs confirmés. Le fait de les avoir découvertes, la nuit, en de telles circonstances, nous laisse présumer que le rôle des araignées est loin d'être négligeable, car ces dernières sont très nombreuses dans les galeries, en saison des pluies.

Conclusions.

Les prédateurs qui abondent à certaines périodes de l'année doivent jouer un rôle important de régulateurs des populations. L'action des araignées, signalée de diverses régions d'Afrique, devrait faire l'objet d'études approfondies après avoir mis au point une technique d'identification des proies.

LA DISPERSION

Les glossines, dont l'activité est limitée dans le temps à quelques minutes par jour, trouvent généralement leur hôte dans leur habitat et n'ont pas besoin d'effectuer de très grands vols. L'étude de la dispersion présente un intérêt non seulement pour la dynamique des populations, mais aussi pour l'épidémiologie.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

La dispersion doit être considérée « comme un événement normal de la dynamique des populations » (SCHNEIDER, 1962, p. 223).

JOHNSON (1969, p. 392), dans son important ouvrage sur la migration et la dispersion, considère les glossines comme des insectes non migrants (migrant) et que leur dispersion est surtout fortuite et liée à des mouvements d'« appétit » (nourriture, copulation) ⁽³¹⁾.

GLASGOW (1963) a traité de la dispersion au chapitre III de son ouvrage sur les glossines.

JACKSON (1941) a introduit l'intéressant concept d'« ambit » pour exprimer l'espace assez bien défini dans lequel se meut la glossine durant sa vie. Celle-ci, en effet, se déplace selon des mouvements de va-et-vient pour se nourrir, se reproduire ou se trouver un lieu de repos ; elle ne s'en écarte guère que pour suivre un hôte qui en sort. Les lieux fréquentés occasionnellement ont été appelés « aires de dispersion » (dispersal area de LEWIS, 1950 b, 1951 a) mais cette expression prête, semble-t-il, à confusion et l'on doit considérer qu'ambit et aire de dispersion sont synonymes en précisant, toutefois, que leurs limites varient avec les saisons.

Comme les glossines se dispersent dans leur habitat, on peut considérer qu'il y a une « dispersion en surface », dans le cas des espèces de savane, et une « dispersion linéaire » pour les espèces riveraines. Les méthodes d'étude doivent être adaptées à chacun des cas.

Avec des espèces telles que *G. swynnertoni* et *G. morsitans*, ont été réalisées des expériences de marquage-lâcher-recapture avec échantillonnage à l'aide de « rondes » élaborées, en « spirale rectangulaire » (rectangular spiral) (JACKSON, 1946) ou d'un système de carrés contigus (JACKSON, 1940, 1944, 1948 a). De l'ensemble de ces travaux, il ressort que *G. morsitans morsitans* a tendance à se déplacer le long de certaines lignes de contact, entre la savane et les marécages saisonniers. Durant la première semaine, 26 % des glossines quittaient ces lieux, mais à la seconde semaine, beaucoup étaient revenues, si bien qu'en définitive, elles se déplaçaient dans une aire bien définie : leur « ambit ». Le passage d'un ambit à l'autre était un événement peu courant ; l'émigration était cependant de 3 %. GLASGOW (1963, p. 53-55) a recherché des arguments pour confirmer l'ordre de grandeur de cette dispersion et les a trouvés dans les expériences d'applications d'insecticides par avion (HOCKING *et al.*, 1953, 1954 ; DAVIES et BLASDALE, 1960 ; THOMSON *et al.*, 1960).

Dans le cas des espèces à dispersion linéaire, la méthode d'étude est plus simple ; il suffit d'échantillonner des sections de galeries forestières dans le sens de la longueur, mais des auteurs ont évalué la distance maximum à laquelle peut s'écarter de la galerie *G. fuscipes fuscipes* (*palpalis* auct.) ; en Ouganda, le maximum est d'une dizaine de mètres (GIBBINS, 1941) alors que, sur les rives du lac Victoria, FISKE (1920) mentionne une longueur de 100-200 yards, c'est cet ordre de grandeur que signalent FREW (1929) et BEQUAERT (1946), respectivement au Sierra Leone et au Liberia, pour *G. palpalis gambiensis* (*palpalis* auct.).

Le mouvement longitudinal dans les galeries forestières peut conduire les glossines jusqu'à 6-8 km, en moins d'une journée (GIBBINS, *loc. cit.*) ; des individus peuvent traverser des zones

(31) Il nous paraît inutile de vouloir résumer ici l'ensemble des travaux considérables consacrés à la migration et à la dispersion ; la seule mention de l'important ouvrage publié par JOHNSON suffit à éclairer le lecteur qui rechercherait une bibliographie exhaustive.

dépourvues de végétation et, en particulier, des « éclaircissements forestiers » de 4,5 km ⁽³²⁾ (GLASGOW et DUFFY, 1947 ; LEWIS 1950 b).

L'effet de telles « barrières physiques » a été étudié au nord du Ghana, en différentes saisons (MORRIS, 1946).

On ignore encore quels stimuli interviennent pour provoquer ces déplacements en terrain découvert, mais GIBBINS (*loc. cit.*) pense que la limite de l'eau et de la rive ou la surface de l'eau jouerait un rôle essentiel.

Au Nigeria du Nord, des travaux approfondis sur le mouvement, la concentration et la dispersion de *G. palpalis palpalis*, dans cinq sections de galeries forestières, ont permis d'évaluer le plus long déplacement à 5 km ; deux individus ont été retrouvés dans un bassin hydrographique voisin. Les femelles voyagent autant que les mâles et c'est en saison sèche froide, en décembre et janvier, ainsi qu'en saison des pluies, de juin à octobre, que les distances les plus grandes sont parcourues ; à la saison sèche correspond une phase de concentration dont le maximum apparaît de février à mai (NASH et PAGE, 1953).

G. tachinoides, autre espèce riveraine, présente le même comportement (SIMPSON, 1918 ; NASH, 1948).

Les espèces riveraines ont donc, elles aussi, un « ambit » qu'elles peuvent quitter à l'occasion.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

De l'ensemble des observations qui viennent d'être rapportées, on peut dégager deux notions essentielles : la « dispersion immédiate », à l'intérieur de l'ambit, et la « dispersion éloignée », à l'extérieur.

I — Dispersion immédiate

Deux expériences ont été réalisées dans la forêt du Kou.

— Première expérience.

Pendant cinq jours à la fin août et quatre jours en septembre, des mâles et des femelles ont été capturés en trois points de la forêt, marqués et relâchés aux mêmes points (fig. 13) : 326 mâles et 133 femelles au poste 3, 254 mâles et 76 femelles au poste 4, 171 mâles et 102 femelles au poste 5.

Pendant 31 jours, 17,4 % des mâles et 5,8 % des femelles ont été retrouvés. En raison des petits effectifs, les résultats ne sont analysés que pour les mâles pendant les cinq premiers jours.

En moyenne, 6,4 % ont été repris à leur point de lâcher (il n'y a pas de différence significative entre les trois lieux : $\chi^2 = 0,573$ pour 2 d. d. l.) et 4,8 % en chacun des deux autres points (différence non significative : $\chi^2 = 1,499$ pour 2 d. d. l.).

Les mouvements entre postes sont différents :

— Le poste 5 reçoit 40 % des recapturés lâchés au poste 3 et 29 % de ceux lâchés au poste 4.

(32) « L'éclaircissement forestier » est appelé, dans certains cas, « prophylaxie agronomique ». Dans les territoires placés autrefois sous administration française, cette opération consistait à supprimer la végétation aux abords des ponts ou des cultures, pour éloigner les glossines. De nombreux chantiers ont été ainsi réalisés (LE ROUZIC, 1948).

— Le poste 3 reçoit 19 % des recapturés lâchés au poste 5 et 14 % de ceux lâchés au poste 4.

— Le poste 4 reçoit 20 % des recapturés lâchés au poste 3 et 13 % de ceux lâchés au poste 5.

Le poste 5 est donc particulièrement attractif, puisqu'il garde la plus forte proportion de sédentaires, reçoit la plus forte proportion d'immigrants et perd la plus faible proportion d'émigrants.

Comme ces mouvements intéressent une faible proportion des glossines marquées, on peut présumer que la grande majorité s'est dispersée plus loin et que les postes sont plus ou moins attractifs.

Pour confirmer cette hypothèse, une autre expérience a été réalisée.

— 2^e expérience

Les mâles et les femelles pris en huit postes (Tabl. XLVI) échelonnés le long des rives du Kou, ont été marqués puis relâchés de la station entomologique, moins de deux heures après leur capture. Les captureurs opéraient individuellement, en chaque point, par permutation circulaire.

Les périodes de capture étaient différentes pour les deux sexes, car les femelles ont été, pendant un certain temps, utilisées pour d'autres travaux :

— Mâles : en saison sèche, du 13 février au 8 mars 1968, en saison des pluies, du 8 août au 19 octobre 1967 ;

— Femelles : en saison sèche, du 8 janvier au 8 mars 1968, en saison des pluies, du 8 juin au 31 octobre 1967. Comme ils ont tous été lâchés du même point, les individus ont eu la possibilité de se rendre où bon leur semblait.

Leur répartition entre les huit postes a été comparée à une répartition théorique homogène 1/8 (Tabl. XLVI). Le test d'homogénéité révèle que la répartition n'est homo-

TABEAU XLVI

Dispersion de glossines mâles et femelles marquées et lâchées de la station entomologique du Kou et recapturées en 8 points de la forêt.

Saison	Sexe	Effectif et %	Points de recapture							
			1	2	3	4	5	6	7	8
SAISON SÈCHE	♂	Capturés	246	294	221	209	270	278	290	372
		Marqués	46	67	57	47	57	60	58	101
		% marqués	18,7	22,8	25,9	22,5	21,9	21,6	20,0	27,2
	♀	Capturées	345	287	200	271	261	257	277	350
		Marquées	31	17	22	42	27	34	27	40
		% marquées	9,0	5,9	11,0	15,5	10,3	13,2	9,7	11,4
SAISON DES PLUIES	♂	Capturés	979	641	792	991	888	697	734	1082
		Marqués	206	127	216	197	205	157	119	246
		% marqués	21,0	19,8	27,3	19,9	23,1	22,5	16,2	22,7
	♀	Capturées	964	793	790	732	832	950	971	869
		Marquées	108	108	119	80	109	97	111	110
		% marquées	11,2	13,6	15,1	10,9	13,1	10,2	11,4	12,7

gène que dans le cas des femelles, en saison des pluies (différence non significative : $\chi^2 = 9,744$ pour 7 d. d. l.) ; dans les autres cas, la différence est significative : pour les femelles, en saison sèche, ($\chi^2 = 17,065$ pour 7 d. d. l.) ; pour les mâles, en saison des pluies ($\chi^2 = 74,341$) et en saison sèche ($\chi^2 = 34,142$).

Le point qui a reçu le plus de mâles marqués, est le poste 8, aux deux saisons. Ceux qui en ont reçus le moins : les points 1 et 4, en saison sèche et 2 et 3, en saison des pluies.

Les points qui ont reçu le plus de femelles marquées, en saison sèche, sont les postes 8 et 4, ceux qui en ont reçu le moins : les postes 2 et 3. En saison des pluies, à part le faible nombre au poste 4, les effectifs varient peu.

Les deux sexes présentent une même préférence pour le poste 8, mais s'opposent pour les postes 3, 4 et 6 ; alors que les deux derniers sont très fréquentés par les mâles et ne le sont pas par les femelles, le premier est bien fréquenté par les femelles et ne l'est pas par les mâles.

Le pourcentage des recapturés diffère, entre postes, significativement (Tabl. XLVI) ; mais si nous éliminons de l'analyse les extrêmes, il n'y a plus de différence. On peut donc admettre que, dans l'ensemble, les glossines marquées se sont comportées comme la population totale, en s'y diluant.

La différence entre sexes pourrait être due au fait que la plus grande partie des glossines ont été recapturées dans les jours suivant le lâcher, et que les femelles se dispersent plus lentement que les mâles. C'est ce que semble signifier le plus grand nombre de femelles retrouvées aux postes 4, 6, 8 en saison sèche.

Les glossines empruntent, pour se déplacer, les lignes de vol dégagées qui permettent ainsi de parvenir aux points éloignés. Leur mouvement est donc, en quelque sorte, canalisé, comme le montre l'observation suivante : le 14 juin 1967, trois glossines marquées 129, 130 et 131 ont été lâchées les unes après les autres, à quelques secondes d'intervalle ; le lendemain, la première a été retrouvée au point 4, la seconde au point 3 et la dernière au point 8 ; chacune avait donc choisi une des quatre grandes voies dégagées de la forêt qui constituent des lignes de vol : le lit du Kou et de son tributaire vers l'amont, la piste de la forêt, le lit du Kou vers l'aval (fig. 13).

II — Dispersion éloignée

Afin de vérifier si les glossines marquées et lâchées dans la forêt sortent de celle-ci pour se disperser le long du Kou en amont et en aval, des rondes occasionnelles ont été effectuées jusqu'au village de Kokoroué, jusqu'au pont de Dinderesso et sur un affluent, le Yengué (fig. 13). Le Kou, en dehors de la forêt, est en grande partie dépourvu de végétation, car la galerie forestière est très dégradée.

Sur l'ensemble des itinéraires parcourus pendant quatre jours, par huit captureurs, 45 femelles et 8 mâles ont été capturés, parmi lesquels se trouvaient 6 individus marqués ; tous étaient des femelles.

Les recaptures ont eu lieu :

- en amont du petit séminaire, à la « Baignade des sœurs » : 1 femelle ;
- au « gué des Pères » : 2 femelles ;
- quelques dizaines de mètres en aval du confluent Kou-Yengué : 1 femelle qui avait été lâchée quinze jours plus tôt, à l'état ténéral ;

- à 1 km environ du confluent, sur le Yengué : 1 femelle ;
- 1 femelle dont le lieu de capture n'a pas été précisé.

Deux spécimens qui portaient des marques de papier réfléchissant et qui provenaient d'une expérience de marquage antérieure, ont été prises devant la chapelle de Kokoroué, loin du cours d'eau. Nous pensons que ces glossines avaient suivi un piéton ou un cycliste qui avait traversé la forêt.

Les glossines lâchées en saison des pluies ont dû se disperser encore plus au loin, car des cultivateurs de Kokoroué ont signalé qu'ils avaient aperçu des spécimens marqués dans leur champ proche du Yengué, à environ 2-3 km en amont du dernier point de recapture repéré au cours des rondes.

Le fait que les glossines, marquées et recapturées au loin, étaient toutes des femelles, est assez surprenant puisqu'elles sont considérées comme moins actives que les mâles ; pourtant, ce doit être une évidence puisqu'une autre observation faite au Sénégal, au mois d'avril 1970, le confirme ; sur la Somone, dans la région de la « Petite Côte », une femelle a été recapturée, le lendemain, à 3 km en amont de son point de lâcher. Le lit du cours d'eau était absolument sec, ainsi que la végétation des rives. On doit rejeter l'hypothèse d'une poursuite des captureurs par cette femelle, car ces derniers ont abordé le gîte par le nord, alors que l'insecte a progressé du sud vers le nord.

III — Dispersion en lisière de forêt ou de galerie forestière

Au cours de la saison des pluies, il est assez fréquent de voir des glossines sortir de la forêt et parvenir jusqu'à une centaine de mètres de la lisière, vers le campement (fig. 13) ; les cultivateurs signalent leurs incursions dans leur champ, en saison des pluies.

Conclusions.

G. palpalis gambiensis se déplace aisément dans son ambit en empruntant des lignes de vol dégagées pour rechercher son hôte. Les mouvements se font alors au hasard, le long des rives, mais avec des concentrations en des points plus attractifs qui constituent des « terrains de chasse ».

Les observations occasionnelles montrent qu'une proportion d'émigrantes, loin d'être négligeable, peut quitter son ambit et se disperser au loin en traversant des zones très peu boisées. La faible proportion de glossines recapturées⁽³³⁾ ne serait-elle pas due, en partie tout au moins, à la dispersion éloignée ? De nouvelles expériences devraient nous permettre de répondre à cette question.

DYNAMIQUE DES POPULATIONS

Après avoir étudié l'environnement du système biotique de *G. palpalis gambiensis*, c'est-à-dire les ressources de toutes sortes : espace pour vivre, nourriture, conditions physico-chimiques ou biotiques favorables et défavorables qui s'opposent à la survie et

(33) La proportion des recapturées est faible en soi mais les glossines sont, parmi les insectes hématophages, ceux que l'on peut le mieux retrouver après un lâcher.

à la reproduction des individus de l'espèce, il nous reste à en étudier l'élément fondamental : la population.

— RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

— Concepts généraux.

L'existence et la taille d'une population sont déterminées par les propriétés inhérentes à ses membres et aux attributs de son environnement effectif ; ces derniers constituent les « co-déterminants » de l'abondance (co-determinants of abundance).

Les « interactions » entre co-déterminants se mesurent sous la forme d'événements écologiques qui consistent (*in* CLARK *et al.*, 1967, p. 58-60) en :

— événements primaires : naissances, morts et mouvements ;

— événements secondaires qui ont un effet sur la grandeur, l'extension, la fréquence ou la durée des événements primaires, en altérant la quantité de « ressources » requises pour l'existence des individus, favorablement ou défavorablement, et en agissant directement sur l'existence des individus.

Les populations manifestent donc des variations numériques qui résultent de « processus additifs » ou « soustractifs ». Les premiers contribuent à ajouter des individus à la population en favorisant la survie et la reproduction ; les seconds aboutissent à un retrait prématuré des individus ou à une limitation de la progéniture, mais les deux types opèrent indépendamment ou en fonction de la densité des populations ; la seconde possibilité permet le jeu de « mécanismes stabilisateurs » qui s'opposent à l'accroissement numérique indéfini de la population, dans la mesure où les autres processus, dans le système biotique, créent des conditions telles qu'ils puissent fonctionner.

Parmi les notions élémentaires qui ont retenu l'attention des écologistes durant ces dernières années, nous retiendrons : la table de survie, le budget vital et les facteurs clés ou facteurs « K ».

— La table de survie structurale ou verticale ⁽³⁴⁾ (= « time specific or vertical life table ») est établie d'après la destinée d'une cohorte imaginaire (cohorte = fraction d'une population constituée des individus nés le même jour), construite à partir de la structure par groupes d'âge, à un moment précis, d'un échantillon d'individus représentatif d'une population présumée en équilibre, avec un recouvrement considérable des générations (population multistade).

— La table de survie chronologique ou horizontale (= age specific or horizontal life-table) est établie en suivant, dans le temps, la destinée d'une cohorte réelle, donc formée des membres d'une population à une seule génération ; cette génération peut être en équilibre ou fluctuante (*in* SOUTHWOOD, 1968, p. 277).

— Le « budget vital » comporte les effectifs bruts en valeurs absolues des différents stades et l'enregistrement de l'action des facteurs de la mortalité ; ce sont juste les données observées (RICHARDS, 1961 ; SOUTHWOOD, *op. cit.*, p. 302-307).

— Les « facteurs clés » ont été conçus à partir de l'idée selon laquelle, bien que de nombreuses variables contribuent à la mortalité, dans une population, les principales fluctuations ne sont dues seulement qu'à quelques facteurs ; la mesure de ces derniers fournit une « clé » pour la prédiction de la population à la prochaine génération (MORRIS, 1959 ; *in* SOUTHWOOD, *op. cit.*, p. 298 ; CLARK *et al.*, *op. cit.*, p. 177). D'autres auteurs mettent en évidence de tels facteurs par la corrélation visuelle des différents facteurs (VARLEY et GRADWELL, 1960).

— Etudes générales de la dynamique des populations de glossines.

BUXTON (1955) a consacré le chapitre 13 de son ouvrage aux populations de glossines.

GLASGOW (1963) a essayé d'appliquer les théories d'ANDREWARTHA et BIRCH (1954) ou celles d'autres auteurs mentionnées par eux.

(34) Il paraît nécessaire de trouver une traduction adéquate des termes spécialisés anglo-saxons (GRENIER, *com. pers.*).

ANDREWARTHA et BIRCH (*op. cit.*, p. 629-636) ont présenté « quelques points de l'écologie de quatre espèces de glossines » pour étayer leurs « exemples empiriques de populations naturelles ».

— Etudes particulières de la dynamique des populations de glossines.

PROBLÈMES D'ÉCHANTILLONNAGE.

Aucune des méthodes de capture décrites au chapitre II, ne donne un échantillonnage entièrement satisfaisant, car les insectes hématophages pris en vol sont les individus disponibles qui réagissent à des stimuli externes (végétation, hôte, climat) et internes (sexe, âge, stade de réplétion, appétit sexuel, gravidité).

Pour améliorer le rendement qualitatif et quantitatif, on a usé parfois de stratagèmes ; par exemple, les captureurs munis d'un écran ou d'une ombrelle, ainsi que les animaux-appâts ou les pièges, prennent une plus forte proportion de femelles qu'un captureur ordinaire (HARRIS, 1932 ; JACK, 1941 ; SMITH et RENNISON, 1961 *b* ; GLASGOW et DUFFY, 1961 ; HARLEY, 1965 *a*, SAUNDERS, 1962).

La proportion des mâles affamés de *G. swynnertoni* augmente lorsqu'on emploie un appât animal (BURSELL, 1961 *b*). Les mâles de *G. pallidipes*, aux stades de réplétion III et IV, viennent plus facilement sur les bœufs qu'au piège Morris (SMITH et RENNISON, 1958).

Les ténérales sont particulièrement attirées par les captureurs (BUXTON, 1955, p. 464). Depuis que l'on dispose d'une méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles, l'analyse des phénomènes est plus précise. Les femelles de *G. pallidipes* qui viennent aux pièges sont plus vieilles que celles prises le long d'une ronde, et celles qui viennent aux animaux-appâts ont un âge intermédiaire entre celui des deux échantillons précédents. Les échantillons prélevés au filet présentent une proportion de femelles à œuf *in utero* plus grande que ceux prélevés à l'aide d'autres méthodes (SAUNDERS, 1962). Dans une autre expérience (SAUNDERS, 1964), pour étudier l'effet du lieu et de l'attractif, le bœuf a attiré une plus grande proportion de jeunes femelles que les pièges, mais il n'y a pas de différence entre lieux et attractifs du même type.

Dans des expériences avec des captureurs et des bœufs mobiles ou immobiles, des pièges Morris et Harris et un véhicule en marche, HARLEY (1967 *c*) a trouvé également des différences dans la composition par groupes d'âge des populations de *G. pallidipes* et de *G. fuscipes fuscipes* ; mais, pour la dernière espèce, ces différences étaient moins accusées.

La taille d'un échantillon dépend aussi de la méthode de capture. LLOYD *et al.* (1927) ont appelé « densité-activité » les résultats de capture, car se trouvent impliquées la « vraie densité » et l'activité. Plus tard, JACKSON (1949) a introduit la notion de « disponibilité » (availability), qui est la propension plus ou moins forte à visiter l'homme, alors que l'activité caractérise tout individu en vol, qu'il vienne ou ne vienne pas à l'homme.

L'appât animal attire mieux que les pièges ou les captureurs (SMITH et RENNISON, 1961 *a*) et les écrans, animaux ou pièges sombres sont plus efficaces que les clairs (BUXTON, 1955 ; MORRIS, 1960 ; BARRASS, 1960 ; HARLEY, 1963 *a*, 1963 *b*, 1965 *a* ; SAUNDERS, 1964).

Le lieu de capture est un facteur important du rendement. L'efficacité des pièges varie de façon très sensible, en fonction de la position de ces derniers (SWYNNERTON, 1936 ; MORRIS et MORRIS, 1949 ; MORRIS 1960 ; SAUNDERS, 1964), mais quelquefois l'effet est négligeable (SMITH et RENNISON, 1961 *c*). Le piège est particulièrement avantageux dans le cas de la capture de populations dispersées telles que celles de *G. pallidipes* (GLASGOW et DUFFY, 1961). LANGRIDGE (1960) améliore le rendement de son piège à l'aide d'attractifs odorants.

La variabilité des captures d'un jour à l'autre est grande alors que la population n'a pas changé (GLASGOW et DUFFY, *loc. cit.*). L'échantillonnage par « ronde » (fly-round de POTTS, 1930) a été amélioré en imaginant un « transect » (transect fly-round) en forme de double spirale qui a permis d'étudier la variabilité des résultats (FORD *et al.*, 1959) ; les échantillons prélevés à Shinyanga, célèbre station de recherches du Tanganyika, ont varié entre deux ex-

trêmes dont l'un était quatre fois supérieur à l'autre. En comparant, à l'aide de la « distribution de Poisson », les hauts et les bas effectifs à l'effectif moyen par section de ronde, on peut savoir si un effectif élevé correspond réellement à une concentration de la population ou si le phénomène est aléatoire.

SEX-RATIO.

BUXTON (1955), sous la rubrique « female ratio » de son index alphabétique, mentionne une longue liste de pages traitant du sujet. Nous avons vu dans le paragraphe relatif aux problèmes d'échantillonnage que ce paramètre varie avec les méthodes de capture.

COMPOSITION PAR GROUPES D'ÂGE DE LA POPULATION.

Au chapitre III (p. 116), nous avons déjà traité de la validité des diverses méthodes de détermination de l'âge.

Peu de travaux font mention de l'utilisation de la méthode de l'âge physiologique. Nous avons vu au paragraphe relatif aux problèmes d'échantillonnage que l'on peut obtenir des échantillons plus jeunes ou plus vieux, selon la méthode de capture employée.

SAUNDERS (1967) a utilisé la composition par groupes d'âge d'un échantillon de *G. palpalis palpalis* pour construire une courbe de survie à l'aide d'une méthode originale. L'auteur a tenté cette opération en se fondant sur l'opinion admise selon laquelle il est possible de le faire si la population est stable ou presque (SOUTHWOOD, 1968).

La composition par groupes d'âge a été particulièrement utile à HARLEY (1966 *a*, 1966 *b*, 1967 *a*) pour étudier les variations du taux d'infestation par les trypanosomes, de *G. pallidipes*, *G. fuscipes fuscipes* et *G. brevipalpis*.

LONGÉVITÉ.

NASH (1931, 1933 *b*, 1937) a depuis longtemps étudié la corrélation statistique entre une population de *G. morsitans* et les principaux éléments climatiques (température, précipitations, évaporation, déficit de saturation) relevés le même mois, le mois précédent et deux mois avant l'échantillonnage. La corrélation est la plus forte avec l'évaporation du même mois ; l'évaporation, en effet, est une sorte de résultante de l'action simultanée de la température, de l'humidité, des vents et des pluies.

Le même auteur a étudié l'effet de la température maximum sur la longévité (NASH, 1935, 1936 *a*) ; cette dernière varie en raison inverse des fluctuations du maximum de température qui est considéré comme un facteur plus important que l'hygrométrie.

Les espèces qui vivent sous des climats comportant une saison avec des conditions extrêmes, choisissent un écidoclimat le moins défavorable, au moment des fortes chaleurs (NASH, 1936 *b*). *G. pallidipes*, dans la vallée du Zambèze, change de lieux de repos et se réfugie dans les recoins les plus frais (FORD, 1962).

ESTIMATION DES POPULATIONS RÉELLES.

En appliquant l'« indice de Lincoln » (SOUTHWOOD, 1968, p. 75), JACKSON (1933 *b*, 1939, 1941, 1944, 1946, 1948 *a*, 1953) a élaboré une méthode pour estimer les populations de glossines. GLASGOW (1953) a tenté d'appliquer la théorie de la « prédation artificielle » et a obtenu des résultats satisfaisants.

JOHNS (1958) a cependant émis quelques restrictions sur la validité des méthodes de « capture-re-capture », à l'occasion d'études consacrées à *G. pallidipes*. Sur une période de dix mois, la moyenne de la population, estimée par la méthode de recapture, était 3,85 fois celle estimée par la méthode de « re-capture » et, au cours du mois de divergence maximum entre les méthodes, il a été observé un maximum huit fois plus grand que le minimum. Le taux de survie ou le cycle alimentaire ne sont pas impliqués, mais les mouches marquées deviennent de plus en plus faciles à capturer à chaque recapture successive. Il semble improbable que le

marquage soit impliqué ; il doit y avoir échantillonnage répété de la « sous-population » des glossines marquées, car la « disponibilité » augmente.

COMPARAISON DES POPULATIONS ANNUELLES.

Les populations de *G. morsitans* (NASH, 1933 *b*) et de *G. swynnertoni* (FAIRBAIRN et CULWICK, 1950) sont plus importantes numériquement durant les années peu pluvieuses que celles des années de fortes pluies. Le premier des auteurs cités note que les pupes sont très sensibles aux moisissures et sont détruites par les inondations.

BUXTON, dans une analyse de l'article de FAIRBAIRN et CULWICK (*loc. cit.*, in *Tropical Disease Bulletin*, vol. 47, p. 821) pense qu'en plus des facteurs climatiques interviennent des facteurs « biologiquement efficaces ».

FLUCTUATIONS A LONG TERME.

Les observations à très long terme sont rares, mais on en connaît deux cas.

Dans le « bloc de Shinyanga » (Tanganyika), une population de *G. swynnertoni* a été suivie pendant une période de 23 années, en étudiant la densité apparente sur 48 km de « ronde ». La valeur la plus élevée est 18 fois la plus basse ; la moyenne mensuelle la plus basse, en novembre, diffère de la plus haute, en avril, d'un facteur 1,34. D'après les auteurs, l'amplitude des fluctuations est petite en comparaison de celle observée pour d'autres populations animales (GLASGOW et WELCH, 1962).

Au Nigeria du Nord, les fluctuations d'une population de *G. palpalis palpalis* ont été enregistrées pendant 16 années ; le maximum a atteint de 2,3 à 12,9 fois le minimum et la valeur maximum de la densité moyenne annuelle a été de 3,8 fois sa valeur minimum (JORDAN, 1964).

AVANCES ET RECULS DES POPULATIONS.

Les glossines, et en particulier les espèces du sous-genre *Glossina* Wiedemann, sont susceptibles d'étendre leur aire de distribution ; les populations envahissent des zones qui leur deviennent favorables. BUXTON (*op. cit.*, p. 193-203) a mentionné tous les cas connus, mais, plus récemment, des mouvements ont encore été signalés au Nigeria du Nord pour *G. morsitans submorsitans* (WILSON, 1958), en Rhodésie et au Mozambique pour *G. morsitans* et *G. palpalis* (FORD, 1960 ; DE SOUZA, 1960) et dans la région de la bande de Caprivi, vers le Nord du Botswana (MACHADO, 1962 *a*, 1962 *b*). Les risques d'avances ont été aussi supputés (WILLETT, 1963).

Il existe aussi des mouvements de recul des espèces. *G. morsitans* a disparu devant l'occupation européenne au Katanga (RODHAIN, 1926) ; mais l'évènement historique le plus important est, sans conteste, l'épidémie de peste bovine qui, en 1896, décima le cheptel d'Afrique Orientale et provoqua la disparition de certaines espèces.

Dans ce rappel bibliographique, il a été plus souvent fait allusion aux travaux consacrés au sous-genre *Glossina*, car nous mentionnerons ceux relatifs aux espèces du sous-genre *Nemorhina* au cours de l'exposé de nos propres travaux, afin d'établir des comparaisons entre espèces proches ou d'écologie comparable.

— OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous étudierons successivement :

- la composition des populations (sex-ratio, composition par groupes d'âge),
- la courbe de survie,
- les fluctuations de la population (à court terme, saisonnières),
- le fonctionnement du système biotique (mécanisme et facteurs des fluctuations saisonnières, le soi-disant arrêt de la reproduction).

I — Composition des populations

1 — SEX-RATIO.

— Forêt du Kou.

La recherche des causes de variation de la sex-ratio (lieux, saisons, méthode d'échantillonnage) a été réalisée dans deux séries d'observations ⁽³⁵⁾.

1^{re} série d'observations.

La sex-ratio observée pendant 43 semaines aux postes G1 et G2 a été comparée à l'aide de l'écart réduit ⁽³⁶⁾. Les deux échantillonnages diffèrent significativement en 13 occasions sur 43, dont 10 sont en situation de déficit pour le poste G1.

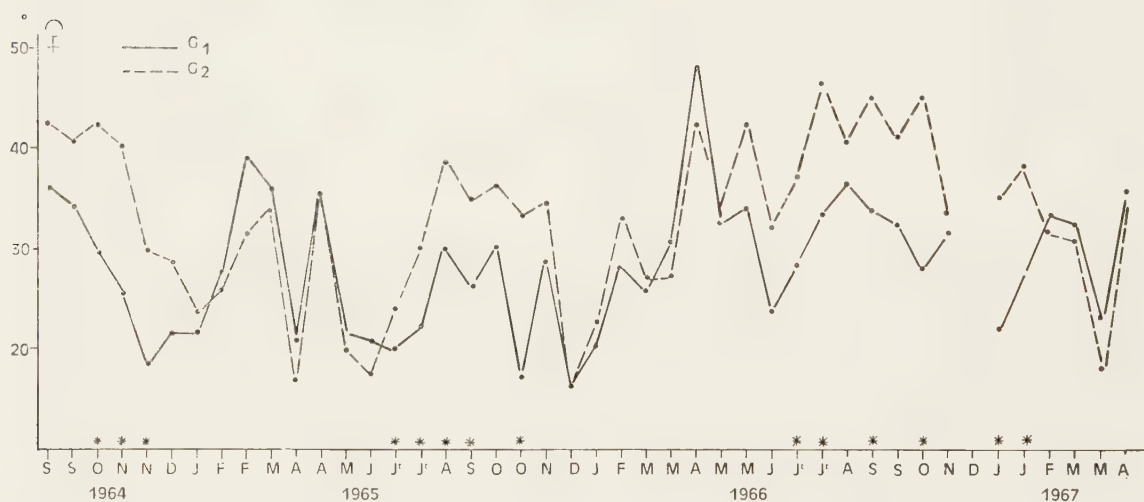


Fig. 38. — Sex ratio observée aux deux points de capture G1 et G2 de la forêt du Kou (les astérisques au-dessus de l'axe des abscisses indiquent les différences significatives).

En saison sèche, de décembre-janvier à juin, la sex-ratio du poste G1 est égale à celle du poste G2 et varie donc de la même façon (fig. 38). En saison des pluies, de juillet à octobre, les variations sont semblables mais les valeurs diffèrent significativement ; celles de G2 sont plus élevées que celle de G1. Alors qu'il existe un maximum net pour G1 en avril, il y a, pour G2, plutôt un palier de juillet à novembre.

L'homogénéité entre les gîtes, en saison sèche, et l'hétérogénéité, en saison des pluies, semblent liées au complexe des facteurs lieux-captureurs. Pour mettre cela en évidence, une seconde série d'observations a été faite.

(35) La sex-ratio est présentée ici comme le pourcentage de femelles.

(36) En raison de leur nombre important, les tableaux des résultats ne sont pas tous publiés.

2^e série d'observations.

Du 8 juin au 8 octobre 1967 et du 8 janvier au 8 mars 1968, huit captureurs ont pris, en permutant chaque jour en huit postes de la forêt (fig. 13) : 13 567 mâles et 6 901 femelles en saison des pluies, et 5 020 mâles et 2 718 femelles en saison sèche. Le test d'homogénéité, appliqué aux résultats de chaque poste, révèle qu'en saison des pluies

TABLEAU XLVII

Analyse de l'effet des lieux de captures et des captureurs sur la sex-ratio, en saison sèche et en saison des pluies (8 captureurs en 8 postes de la forêt du Kou).

Point de capture	Sexe	Captureurs									% F	γ^2 pour 7 (d.d.l.)
		A	B	C	D	E	F	G	H			
SAISON SÈCHE												
1	M	76	48	76	47	76	80	61	72	39,2	4,574	
	F	46	33	37	39	47	47	43	53			
2	M	113	88	51	70	76	50	47	103	26,6	8,137	
	F	35	33	14	23	35	15	28	34			
3	M	112	82	61	43	90	41	67	77	25,9	7,334	
	F	27	35	24	10	28	17	27	32			
4	M	90	79	87	90	57	57	57	67	31,7	6,399	
	F	36	41	32	50	19	26	27	40			
5	M	131	93	91	68	121	31	62	71	28,1	8,516	
	F	36	44	36	36	39	15	26	29			
6	M	75	72	68	88	127	45	47	96	29,4	12,949	
	F	23	42	28	48	49	15	26	26			
7	M	98	84	75	108	109	46	48	51	30,9	10,927	
	F	31	38	42	50	49	27	28	12			
8	M	109	110	103	105	126	80	63	128	29,8	20,285 *	
	F	14	57	36	69	61	32	32	49			
Total	M	804	656	612	619	782	430	452	665	47,612 *		
	F	248	323	249	325	327	194	237	275			
	%F	23,6	33,0	28,9	34,4	29,5	31,1	34,4	29,3			
SAISON DES PLUIES												
1	M	370	219	284	282	243	218	237	293	31,0	15,863 *	
	F	121	120	136	150	102	95	148	92			
2	M	206	153	136	154	152	158	132	144	37,2	25,229 *	
	F	103	125	96	91	115	74	107	82			
3	M	232	166	147	193	213	137	190	178	31,2	14,734 *	
	F	107	95	100	102	91	82	130	83			
4	M	299	219	216	213	289	193	191	293	27,7	26,111 *	
	F	126	92	52	93	96	92	96	85			
5	M	238	175	191	211	216	119	234	267	33,5	26,297 *	
	F	92	113	98	86	110	82	148	103			
6	M	243	185	160	140	199	147	127	243	39,7	40,683 *	
	F	108	130	115	119	128	100	135	115			
7	M	295	237	208	180	165	144	165	291	36,6	48,975 *	
	F	137	139	83	123	95	107	161	126			
8	M	295	277	249	221	266	180	166	283	31,0	20,782 *	
	F	98	122	119	130	123	72	98	107			
Total	M	2178	1631	1591	1594	1843	1296	1442	1992	151,456 *		
	F	892	936	799	894	860	704	1023	793			
	%F	29,0	36,4	33,4	35,9	31,8	35,2	41,5	29,0			

* Différence significative au seuil P = 0,05.

les captureurs prennent des proportions de femelles qui diffèrent significativement (Tabl. XLVII), alors qu'en saison sèche, ces proportions ne diffèrent qu'au poste 8 ; dans ce dernier cas, les résultats d'un des captureurs sont nettement aberrants.

Pour mettre en évidence l'influence des postes, nous avons calculé le « χ^2 résiduel d'homogénéité » en déduisant le total des χ^2 , calculés pour chaque poste, du χ^2 des totaux pour chaque captureur :

— en saison des pluies : $218,674 - 151,456 = 67,218$, juste significatif pour $56 - 7 = 49$ d. d. l. (voir Tabl. XLVII),

— en saison sèche : $79,121 - 47,612 = 31,505$, non significatif pour 49 d. d. l.

La comparaison entre saisons, des effets « captureurs » et « postes de capture » est faite en utilisant le « test de la corrélation des rangs de Kendall ». Dans le cas des captureurs existe une corrélation significative au seuil $p = 0,05$ (coefficient de corrélation totale, $tr_{ij} = 0,8148$ pour 8 couples ; valeur tabulaire critique : 0,56 580) alors que, dans celui des postes de capture, la valeur n'est pas significative ($tr_{ij} = 0,32 733$).

L'ensemble de ces analyses met en évidence les faits suivants :

— Les captureurs prennent des femelles en proportions différentes soit parce qu'ils présentent un pouvoir attractif individuel, soit parce qu'ils capturent plus ou moins bien les mâles.

Il semble qu'il faille retenir la dernière hypothèse, car le meilleur captureur (captureur A dans le tableau) prend beaucoup plus de mâles que tous les autres ; il a capturé au poste 8, en saison sèche : 14 femelles pour 109 mâles.

— Les captureurs présentent aux deux saisons les mêmes différences relatives entre eux.

— En saison des pluies, la proportion de femelles diffère entre points de capture.

L'interprétation de cette situation doit être recherchée dans le comportement et la configuration des lieux aux différentes saisons.

En saison sèche, la végétation est beaucoup moins dense qu'en saison des pluies ; en outre, les mouches affamées sont plus souvent actives ; il y a donc, dans les gîtes, une homogénéisation de la population, si bien que l'échantillon prélevé est conforme à la disponibilité de l'ensemble.

En saison des pluies, la végétation cloisonne l'espace ; la visibilité est de moindre portée qu'en saison sèche, si bien que les captureurs obtiennent des résultats différents selon leur emplacement parmi la végétation.

SQUIRE (1952) a précisé que, chez les ténéales, la sex-ratio est proche de 1, mais qu'après le septième jour, les femelles deviennent « fugitives » et sont donc capturées en moindre proportion que les mâles.

— Forêt de Poa.

Les captures ont eu lieu du 22 septembre 1964 au 14 août 1966, pendant 27 semaines. L'échantillonnage des deux postes G1 et G2 diffère significativement en 7 occasions : septembre (1), octobre (2) 1964 et avril (1), novembre (1), décembre (1), mai (1) 1966. On ne retrouve pas une situation aussi nette que dans la forêt du Kou, surtout à cause des faibles effectifs. On ne peut relier les valeurs élevées de la sex-ratio à une saison particulière, néanmoins les résultats entre les deux postes sont comparables.

— Gîte de Matourkou.

Les captures ont eu lieu du 13 octobre 1964 au 16 juillet 1966, pendant 25 semaines. L'échantillonnage des deux postes G1 et G2 ne diffère qu'en 4 occasions seulement, mais les effectifs sont petits.

— Comparaison entre les trois gîtes.

Considérée pour l'ensemble du gîte, la sex-ratio de la forêt de Poa ne diffère pas significativement de celle du gîte de Matourkou ($\chi^2 = 2,177$ pour 1 d. d. l.) avec, respectivement, 42,12 % de femelles sur 3 233 glossines capturées et 44,16 % sur 2 142.

La sex-ratio de la forêt du Kou diffère très significativement de celle de la forêt de Poa (et *a fortiori* de celle du gîte de Matourkou) avec 31,66 % de femelles sur un effectif total de 18 539 glossines ($\chi^2 = 141,728$, pour 1 d. d. l.).

— Comparaison avec les résultats d'autres auteurs.

Pour la même sous-espèce, au Libéria, la sex-ratio atteint en forêt 83 % (FOSTER, 1964) alors qu'en savane post-forestière, elle se situe entre 45,2 et 55,6 % (FOSTER, 1963).

Pour *G. palpalis palpalis*, NASH et PAGE (1953) signalent un pourcentage de 49,1 % en savane de Nigeria du Nord.

— Conclusions.

L'échantillonnage des sexes de *G. palpalis gambiensis*, en savane du nord, est moins satisfaisant que celui en forêt ou en savane post-forestière. Au lieu d'obtenir une sex-ratio supérieure à 50 % (les sexes éclosent en égale proportion, mais les femelles vivent plus longtemps), c'est le plus souvent une valeur située entre 25 et 40 % que l'on observe.

La sex-ratio observée représente donc la disponibilité relative des sexes qui varie, au cours des saisons, en fonction de la plus ou moins grande activité et de la plus ou moins grande facilité à trouver le captureur posté. En définitive, elle résulte de l'action conjuguée de quatre facteurs : le sexe (comportement), le captureur (adresse, comportement), la végétation (visibilité) et la saison (comportement de la glossine).

Que la sex-ratio observée soit faible importe peu, mais sa variation, au cours des saisons, indique que la disponibilité relative des sexes n'est pas constante, sans que l'on sache quel est le sexe le mieux représenté dans les échantillons.

Des expériences impliquant des lâchers de mâles et de femelles en nombres égaux et de même âge, des cohortes expérimentales, pendant plusieurs saisons, permettraient de résoudre le problème de la représentativité des captures.

2 — COMPOSITION PAR GROUPES D'ÂGE.

FEMELLES ET MALES TENERAUX.

— Forêt du Kou.

Dans les mêmes conditions d'observation que précédemment, sauf que pour les mâles les résultats n'ont été obtenus que sur 33 semaines au lieu de 43, les proportions

de ténérals, aux deux postes G1 et G2, ont été comparées (fig. 39). La différence n'est significative que dans 3 cas pour les mâles et 4 cas pour les femelles. L'échantillonnage peut donc être considéré comme homogène et l'on peut fusionner les résultats.

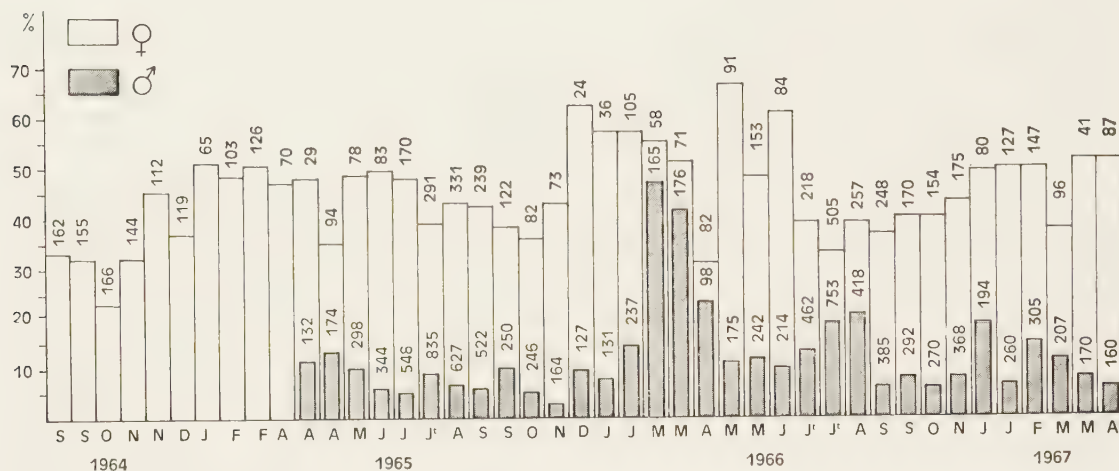


Fig. 39. — Pourcentage de mâles et de femelles ténérals capturés aux deux points G1 et G2 de la forêt du Kou (les nombres portés au-dessus des histogrammes sont les effectifs des échantillons).

Le pourcentage des femelles ténérals est très élevé et peut dépasser 50 %. Si nous considérons une population, dont les femelles déposent, en moyenne tous les 10 jours, une larve qui a une chance sur deux d'être femelle, la fraction de la population en période reproductrice produit un nombre de femelles ténérals égal au $1/20^{\text{e}}$ d'elle-même. Cette proportion est un maximum théorique, car toutes les pupes n'éclosent pas. Or, la proportion des ténérals, en fait, varie de 30 à 70 %, il y a donc nettement une apparence de superfétation. Même si l'on essaie de relier le nombre des ténérals à la population non ténérale, trois semaines avant, pour tenir compte de la fluctuation de celle-ci, on ne trouve aucune solution convenable. Les valeurs en-dessous de 50 % sont liées, en avril et en saison des pluies, aux grandes périodes de croissance de la population ; la longévité est alors plus grande et les générations se chevauchent.

Le pourcentage des mâles ténérals ne présente pas, dans l'ensemble, les mêmes variations relatives au cours des saisons que celles des femelles.

— Forêt de Poa et gîte de Matourkou.

Les résultats de ces deux gîtes sont, pour les femelles, comparables à ceux de la forêt du Kou (fig. 39), mais les effectifs ne permettent pas une comparaison statistique. Pour les mâles, la situation est moins nette.

AGE PHYSIOLOGIQUE DES FEMELLES.

La comparaison de la composition par groupes d'âge entre G1 et G2 a été faite en considérant trois classes d'âge : les nullipares, les jeunes pares (groupes I-II-III) et les vieilles pares (au-dessus du groupe IV).

— **Forêt du Kou.**

Sur 43 couples d'observations, 9 n'ont pu être analysés en raison de la faiblesse des effectifs, mais sur le reste la différence n'a été significative que dans 3 cas. On peut donc considérer l'échantillonnage comme satisfaisant et fusionner les résultats des deux postes ⁽³⁷⁾.

— **Forêt de Poa.**

En raison des effectifs, 12 couples d'échantillons sur 22 ont pu être analysés ; deux seulement diffèrent significativement.

— **Gîte de Matourkou.**

Les résultats de ce gîte peu productif ne permettent pas de faire des comparaisons.

AGE DES MALES (METHODE DE JACKSON).

Pour la comparaison entre G1 et G2, les groupes d'âge suivants ont été considérés ; ténéraires, jeunes (groupes I-II), vieux (groupes III-IV), très vieux (groupes V-VI).

— **Forêt du Kou.**

Sur 43 couples d'échantillons, trois seulement diffèrent significativement.

— **Forêt de Poa et gîte de Matourkou.**

Si l'on admet que dans les gîtes plus ouverts des petites galeries, les populations sont plus homogènes, on peut accepter que l'échantillonnage est satisfaisant et que l'on puisse fusionner les résultats des deux postes.

— **Conclusions.**

L'échantillonnage, en plusieurs points d'un gîte, donne des résultats concordants que l'on vérifie dans la mesure où l'on dispose de grands effectifs.

3 — GRAVIDITE.

Les femelles paires présentent un utérus vide ou un utérus portant un œuf, une larve de 1^{er}-2^{ème} ou 3^{ème} stade. Ces quatre catégories sont comparées entre les postes G1 et G2 ; lorsque les effectifs sont insuffisants, les groupes de femelles portant une larve sont fusionnés.

— **Forêt classée du Kou.**

Sur 43 couples d'échantillons, 3 seulement présentent une différence significative. Le pourcentage moyen des femelles à utérus vide est de 7,3 % (fig. 40) et ses variations saisonnières suivent celles de la population (fig. 43). On remarque, en effet, des maximums relatifs en février, avril et juillet.

(37) La variation de la composition par groupes d'âge sera étudiée dans les paragraphes consacrés aux fluctuations saisonnières.

Il est admis qu'au laboratoire, la vacuité de l'utérus dure un jour ; on peut donc s'attendre à trouver, dans une population, environ 10 % de femelles à utérus vide ; les résultats obtenus dans la nature montrent que cette valeur est approchée dans quelques cas ; mais il est possible que les conditions de vie sauvage raccourcissent cette durée. La femelle viendrait prendre un repas tôt après la larviposition, quand son utérus est encore vide car elle a un grand besoin, après sa « délivrance », de reconstituer ses réserves épuisées par la larve en développement. Ce premier repas serait assez vite digéré et le suivant serait pris avant que n'apparaisse le deuxième stade larvaire. Cela expliquerait la forte proportion de femelles portant un œuf *in utero* ou une larve de premier stade (la larve de premier stade passe souvent inaperçue, car elle vit dans le chorion de l'œuf et mue assez rapidement (*in* ROUBAUD, 1909)) ; cette proportion varie au cours des saisons, mais sans que l'on puisse y déceler un phénomène périodique régulier. Le pourcentage très élevé, atteint en avril 1966, correspond (fig. 40) à une des températures maximums moyennes hebdomadaires les plus élevées de l'année (38,5° C) ; or, d'après MELLANBY H. (1936), l'œuf n'écloît pas sous l'effet des températures élevées. Il y aurait donc augmentation de la proportion des femelles portant un œuf *in utero*.

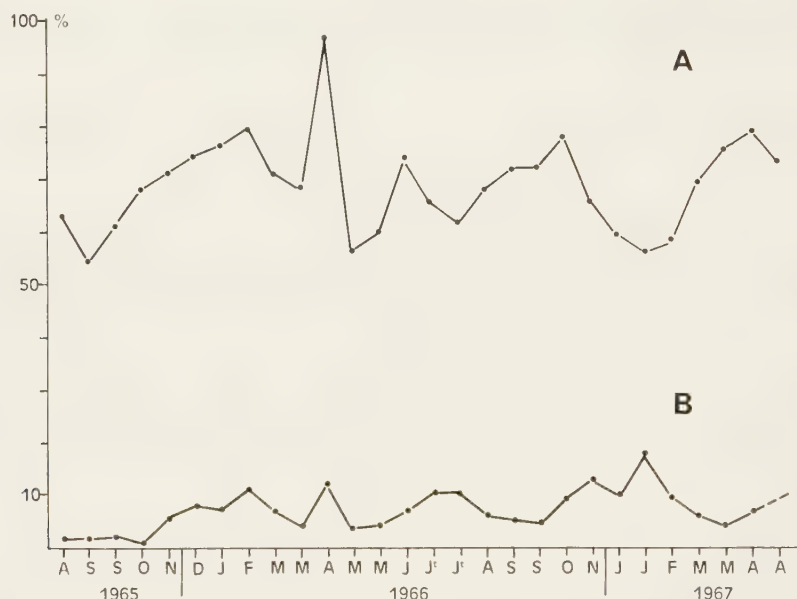


Fig. 40. — Pourcentage de femelles à utérus vide ou portant un œuf dans l'utérus (A) et pourcentage de femelles à utérus vide (B) capturées aux points G1 et G2 de la forêt du Kou.

Une autre explication de la faible proportion des femelles portant une larve de 3^e stade est que ces femelles, alourdies, seraient moins actives et auraient donc moins de chance de rencontrer les captureurs.

JORDAN (1962) pense que le très faible taux de gravidité observé en Nigéria du nord, chez *G. p. palpalis*, est dû à l'avortement qui surviendrait à la fin du stade œuf ou au début du stade larvaire.

— Forêt de Poa et gîte de Matourkou.

Les résultats numériques ne sont pas suffisants pour permettre une analyse.

— Conclusions.

Le comportement des femelles est étroitement lié à leurs besoins nutritionnels qui sont urgents au début du cycle ovaro-utérin et doivent être satisfaits à point nommé. Si les méthodes d'échantillonnage ne permettent pas d'élucider complètement le problème du rythme des repas, il serait sans doute possible de réaliser, sur le terrain, une étude comparable à celle d'HOFFMANN (1954), au laboratoire, pour chercher les relations entre le développement de la larve, le cycle sécrétoire de la glande utérine, le métabolisme des graisses et le rythme des repas.

4 — ETAT DE REPLETION DES MALES.

L'analyse des résultats a été conduite comme dans les études précédentes. Les catégories considérées sont celles des gorgés, des intermédiaires et des affamés.

— Forêt du Kou.

Sur 33 couples d'échantillons, la différence entre les postes G1 et G2 n'a été significative qu'en une seule occasion. Les mâles se dispersent donc à travers la forêt de façon homogène pour trouver un hôte.

La courbe du pourcentage d'affamés (fig. 41) ne permet pas de distinguer entre saisons des situations bien nettes. En saison sèche 1965-1966, 72,2 % des 1 089 mâles capturés étaient affamés, 69,1 % d'un effectif de 2 541, en saison des pluies 1966 et 65,7 % d'un effectif de 1 751, en saison sèche 1966-1967. Entre les deux premières saisons la différence n'est pas significative ($\chi^2 = 3,641$ pour 1 d. d. l.). La proportion des gorgés ne semble pas non plus être liée aux phénomènes saisonniers.

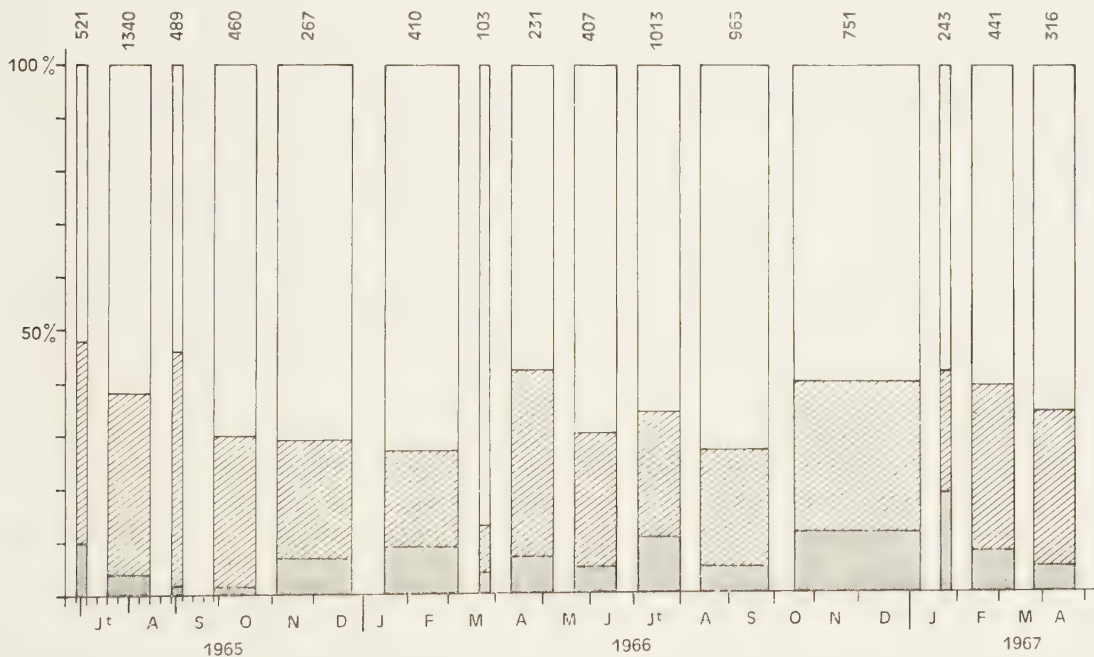


Fig. 41. — Stades de répletion des mâles capturés aux points G1 et G2 de la forêt du Kou (noir : pourcentage de « gorgés » ; hachuré : pourcentage d' « intermédiaires » ; blanc : pourcentage d' « affamés » ; au-dessus de l'histogramme ; effectif des échantillons).

Ce défaut de liaison ne pourrait être qu'apparent, car si le facteur climatique agit sur l'activité de l'ensemble de la population, plus d'affamés apparaîtront aux captureurs, mais aussi plus d'intermédiaires. Le statut alimentaire d'une population ne peut donc être connu de façon correcte qu'au moyen d'un prélèvement au hasard d'échantillons de glossines au repos et, de préférence, la nuit.

— Comparaison entre les trois gîtes d'étude.

Les faibles effectifs des autres gîtes d'étude ne permettent pas une analyse statistique. La comparaison du statut alimentaire des populations entre gîtes est faite sur l'effectif total capturé à partir d'août 1965 :

— Forêt du Kou :	67,1 %	d'affamés	et	7,2 %	de gorgés	sur	6 682 mâles
— Forêt de Poa :	51,0 %	»	»	6,6 %	»	»	1 342 »
— Matourkou :	52,4 %	»	»	7,1 %	»	»	595 »

— Affamés :

Forêt du Kou/Forêt de Poa : $\chi^2 = 126,559$ pour 1 d. d. l., différence hautement significative.

Forêt de Poa/Matourkou : $\chi^2 = 0,354$ pour 1 d. d. l., différence non significative.

— Gorgés :

La différence observée la plus grande (forêt du Kou/forêt de Poa) n'est pas significative : $\chi^2 = 0,696$ pour 1 d. d. l.

L'interprétation des résultats est difficile puisqu'il s'agit de comparer des valeurs relatives. Une proportion de mâles affamés, plus forte dans un gîte que dans un autre, ne signifie pas nécessairement que la population y est plus affamée. On peut aussi admettre que les autres catégories sont moins enclines à venir aux captureurs dans certaines conditions que dans d'autres. Ainsi, dans le vaste gîte de la forêt du Kou, les affamés sont attirés par les lieux les plus éclairés que sont les terrains de chasse, alors que les intermédiaires sont moins sollicités par les stimuli de la faim et demeurent éloignés des captureurs. Dans un gîte étroit, les affamés viennent aussi facilement que dans le cas précédent mais les intermédiaires sont en outre sollicités par les stimuli sensoriels qui s'ajoutent à ceux de la faim ; les captureurs, en effet, sont plus à la portée des glossines dans une galerie forestière étroite, que dans un gîte de grande superficie. Les mâles gorgés représenteraient une fraction de la population qui se déplacerait au hasard, stimulée peut-être par l'appétit sexuel et détournés, pendant leur vol, par la présence des captureurs.

Conclusions.

Le statut alimentaire d'une population résulte d'un ensemble très complexe de facteurs que l'on peut classer en :

— facteurs spécifiques internes (base des réactions) dont l'action conjointe aboutit à la « faim » ;

— facteurs externes abiotiques (température, lumière, humidité) qui incitent l'insecte à prendre son vol ;

— facteurs externes biotiques : la végétation qui facilite l'accès à l'hôte ou l'entrave et l'hôte dont le pouvoir attractif est spécifiquement déterminé par une forme, une couleur, une odeur, ou un comportement particuliers.

Les facteurs qui incitent la femelle à quitter son lieu de repos seraient la faim et la larviposition ; après son envol, la femelle gravide se dirigerait vers un coin sombre alors que la femelle affamée irait vers les terrains de chasse bien éclairés.

Le mâle serait conditionné par ce que l'on pourrait appeler la « conjoncture écologique » c'est-à-dire par le concours de circonstances déterminées par les éléments de l'environnement (climat, végétation, hôtes, femelles à féconder).

II — La courbe de survie des femelles

Les glossines comme les autres hématophages sont étudiées à l'aide des méthodes relatives ; on ne peut donc établir un « budget vital ». Mais nous avons vu dans le rappel bibliographique dans quelles circonstances SAUNDERS a mis au point une méthode de « calcul de la structure probable par groupes d'âges » pour construire la courbe de survie.

Nous avons tenté une application de cette méthode à partir des résultats obtenus dans la forêt du Kou. Parmi les 43 échantillonnages effectués, un nombre infime est utilisable car nous nous trouvons, la plupart du temps, dans le cas d'une population non stable ; nous avons choisi la période du 16 au 19 août 1966 et avons appliqué la méthode de calcul de la composition probable (Tabl. XLVIII). Comme on suppose que le

TABLEAU XLVIII

Eléments pour construire la courbe de survie des femelles
à partir d'un échantillon prélevé dans la forêt du Kou.

Calcul de la composition probable (voir texte).

Rapports : (I) = 0,2381 ; (II) = 0,3636 ; (III) = 0,3939 ; (IV) = 0,4706.

Groupe d'âge	Nb. fem. connu	Groupe d'âge	Nb. fem. calc.	Groupe d'âge	Nb. fem. calc.	Groupe d'âge	Nb. fem. calc.	Composition probable
0	48							48
1	28							28
2	20							20
3	9							9
4+4n	15	4	11,43					11
5+4n	16	5	10,18					10
6+4n	13	6	7,88					8
7+4n	8	7	4,24					4
		8+4n	3,57	8	2,72			3
		9+4n	5,81	9	3,70			4
		10+4n	5,12	10	3,10			3
		11+4n	3,76	11	1,99			2
				12+4n	0,85	12	0,65	1
				13+4n	2,11	13	1,34	1
				14+4n	2,02	14	1,22	1
				15+4n	1,77	15	0,94	1
						16+4n	0,20	0
						17+4n	0,77	1
						18+4n	0,79	1
						19+4n	0,83	1
						TOTAL		157

taux de mortalité est logarithmique on peut calculer les rapports successifs dans lesquels 0 = nombre de nullipares non ténérals, 1 = nombre de femelles du groupe I, etc... (pour les groupes d'âge, voir p. 114-115) :

$$\frac{4 + 4n}{0 + (4 + 4n)} \quad (\text{I})$$

$$\frac{6 + 4n}{2 + (6 + 4n)} \quad (\text{III})$$

$$\frac{5 + 4n}{1 + (5 + 4n)} \quad (\text{II})$$

$$\frac{7 + 4n}{3 + (7 + 4n)} \quad (\text{IV}) \text{ (in SAUNDERS, 1967, p. 132).}$$

Le nombre de glossines du groupe $8 + 4n$ est calculé en faisant le produit de l'effectif du groupe $(4 + 4n)$ par le rapport (I) ; en déduisant de l'effectif du groupe $(4 + 4n)$ celui du groupe $(8 + 4n)$ on obtient l'effectif du groupe 4. En procédant ainsi avec tous les groupes à l'aide des rapports (II), (III) et (IV) on obtient, par le calcul, la composition par groupes d'âge (Tabl. XLVIII).

On cherche ensuite « la droites de moindres carrés » (SCHWARTZ, 1963, p. 208-209) en opérant sur les logarithmes de dix fois les effectifs calculés, pour chaque groupe d'âge, afin d'éviter les valeurs négatives. L'équation de la courbe de survie s'écrit alors : $y = -0,11\,921x + 2,54\,507$ dans laquelle x représente le nombre d'ovulations correspondant aux groupes d'âge.

Dans son exemple numérique, SAUNDERS (*loc. cit.*) a obtenu, pour *G. palpalis palpalis* : $y = -0,0861x + 2,1468$.

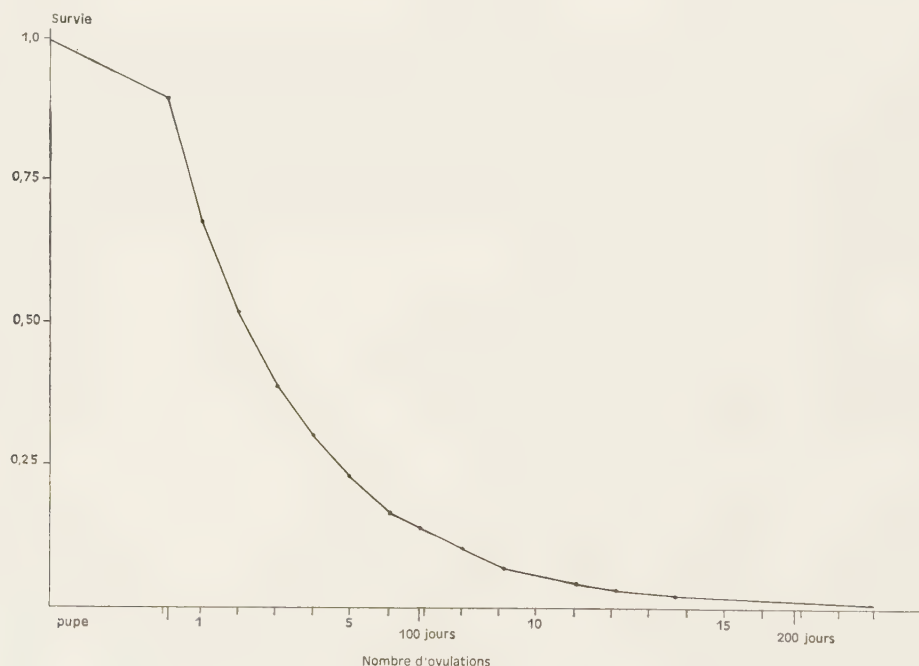


Fig. 42. — Courbe de survie des femelles, dans la forêt classée du Kou (voir texte)

La courbe de survie est alors construite (fig. 42) en admettant comme SAUNDERS (*loc. cit.*) une mortalité pupale et ténérale de 10 % et en nous fondant sur les observations effectuées sur le terrain, au mois d'août : 31,4 jours de durée moyenne du

stade pupal ; première ovulation le 10^e jour de la vie imaginale et les autres ovulations tous les dix jours. L'origine de décroissance logarithmique est placée au 32^e jour, lorsque la plupart des ténéales viennent prendre leur premier repas.

Conclusions.

L'étude de SAUNDERS représente une tentative d'un grand intérêt, mais la méthode préconisée n'est applicable que dans des cas très rares ; les populations de glossines sont en constante fluctuation.

III — Fluctuations des populations

1 — FLUCTUATIONS A COURT TERME.

Afin de disposer d'effectifs suffisants pour l'étude des populations, les captures ont été effectuées pendant quatre jours d'affilée.

La population, durant ce court laps de temps, ne varie pas de façon sensible, mais pour restreindre au minimum la variabilité numérique entre jours, la méthode a été normalisée (chapitre II, p. 60). L'évaluation de l'efficacité d'une telle procédure est faite à l'aide des résultats obtenus avec les mâles capturés pendant les 43 semaines d'échantillonnage de la forêt du Kou. Pour chacune de ces semaines et pour chaque poste (G1 et G2), la répartition des mâles entre les quatre jours de capture, est comparée à une répartition théorique un quart par jour ; lorsqu'à la saison des pluies les conditions météorologiques ont affecté par trop les résultats, l'analyse ne porte que sur les jours de beau temps.

Le test du χ^2 révèle que l'homogénéité n'est pas réalisée dans 22 cas, pour le poste G1, et dans 23, pour le poste G2. L'échantillonnage des populations, pour en évaluer l'abondance, n'est satisfaisant qu'une fois sur deux. La meilleure façon d'exprimer cette abondance est de prendre comme unité de base la capture de quatre jours qui représente une période assez courte pour éviter un changement de « disponibilité », mais assez longue pour obtenir, dans le cas de gîtes productifs, des échantillons de taille suffisante.

2 — CONCENTRATION.

La productivité des lieux de capture a été comparée en vérifiant si la répartition des deux sexes entre les postes G1 et G2 de chaque gîte diffère d'une répartition théorique 50-50 %.

— Forêt du Kou.

Le test du χ^2 révèle qu'il existe une différence significative au seuil de $P = 0,05$, en 19 occasions, pour les mâles et 15 occasions, pour les femelles (sur 43). Si nous considérons les résultats dans leur ensemble, 50,7 % des mâles ont été capturés en G1 et 45,5 % des femelles ; ce dernier poste est donc moins attractif aux femelles que G2 parce qu'il est de configuration linéaire et que les femelles, moins actives que les mâles, ont plus de difficultés à trouver les captureurs que celles d'un gîte de configu-

ration plus ou moins isodiamétrique. Dans le premier type, les déplacements se font le long des rives.

Puisque la composition par groupes d'âge est comparable entre lieux de capture, on peut obtenir de plus grands échantillons en fusionnant les échantillons élémentaires.

— Forêt de Poa.

Le poste G1 est, dans l'ensemble, moins attractif que le poste G2, mais son pouvoir attractif varie au cours des saisons et passe par une phase déficitaire, pour les deux sexes, du mois d'octobre à fin janvier, en 1964-1965 et de juillet à fin janvier, en 1965-1966, et par une phase excédentaire à partir de décembre à juillet. Cela est dû à l'existence, en saison sèche, d'un trou d'eau permanent autour duquel se concentrent les glossines.

— Gîte de Matourkou.

Le poste G1, à l'abri de la galerie, est beaucoup plus attractif que le poste G2, à découvert, près d'un jardin et d'un plan d'eau. La différence atteint son maximum en saison sèche et a augmenté considérablement lorsqu'au début de l'année 1966 des arbres ont été abattus en G2.

Les lieux de capture, en principe confondus avec les « terrains de chasse », fournissent des échantillons dont la taille dépend de leurs qualités attractives. Même dans un gîte à végétation relativement homogène, les lieux de capture ne sont pas toujours comparables. Les différences varient avec les saisons et d'autant plus que l'environnement se modifie. Les périodes de différences minimums correspondent à des phases de dispersion de la population par rapport aux phases de concentration aux points les plus favorables.

NASH et PAGE (1953) ont mis en évidence, pour *G. palpalis palpalis*, au Nigéria du nord, des phases de concentration identiques à celles que nous avons observées pour *G. palpalis gambiensis* ; comme ces auteurs, nous avons trouvé, une fois, un cas précoce de dispersion en juillet. Ainsi se trouve confirmée la remarque des auteurs précités : « ... la grande réduction du déplacement semble être associée aux hautes températures et non à l'humidité ».

Les travaux de laboratoire (JACK et WILLIAMS, 1937) ont montré que les glossines présentent une réaction photoactique négative lorsque la température est élevée, vers 30° C ; il est donc fondé d'admettre qu'en période de hauts maximums thermiques, ces insectes se cantonnent dans les lieux les plus ombragés.

Fig. 43. — A : Pluies, évaporation et températures maximum et minimum, moyennes hebdomadaires relevées à la station météorologique officielle de Nasso (d'après le Rd. P. TERRIBLE, pour l'A.S.E.-C.N.A.).

B : Fluctuations saisonnières de la population femelle ; échantillons de quatre catégories d'âge capturés aux deux points G1 et G2 de la forêt du Kou.

— graphiques du bas : ténérals (trait plein), nullipares non ténérals (tirets) ;

— graphiques du haut : jeunes pares (trait plein), vieilles pares (tirets).

L'unité conventionnelle est égale à l'effectif moyen hebdomadaire calculé sur les captures de 43 semaines.

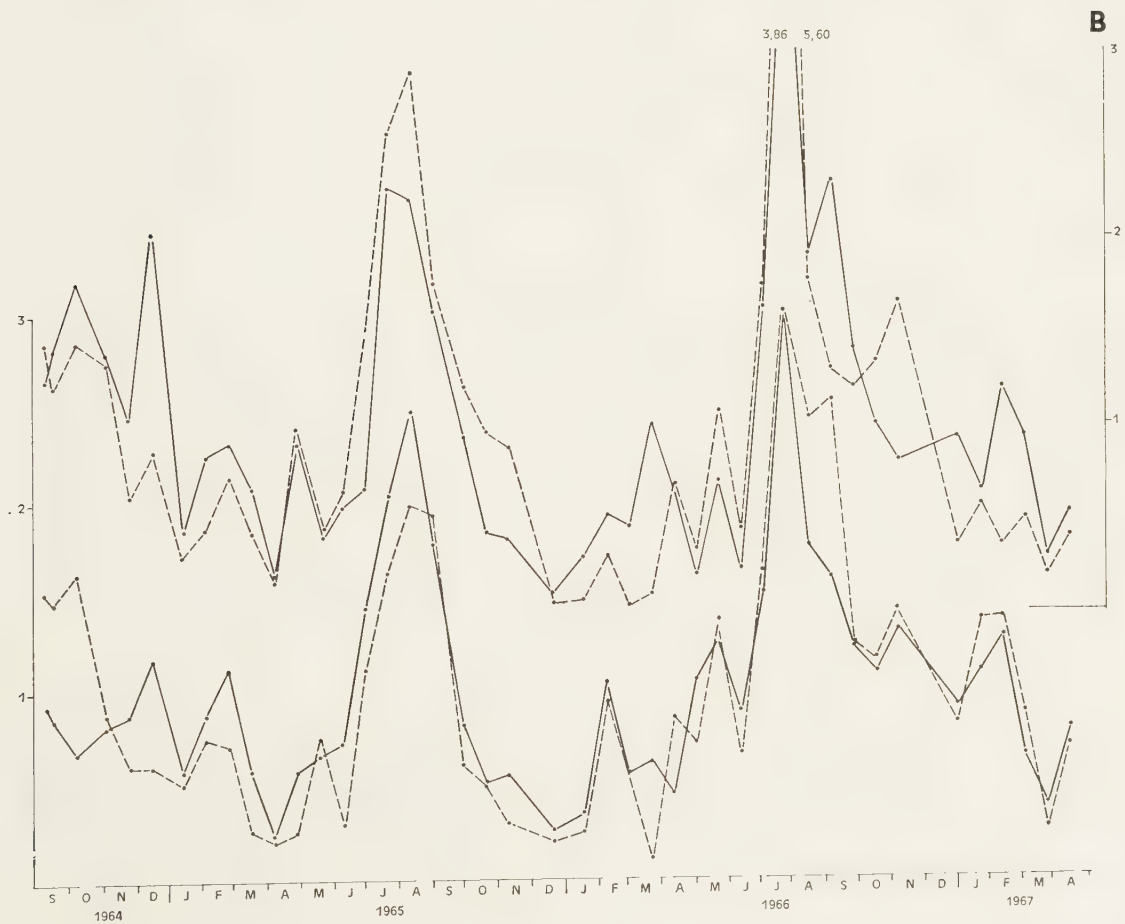
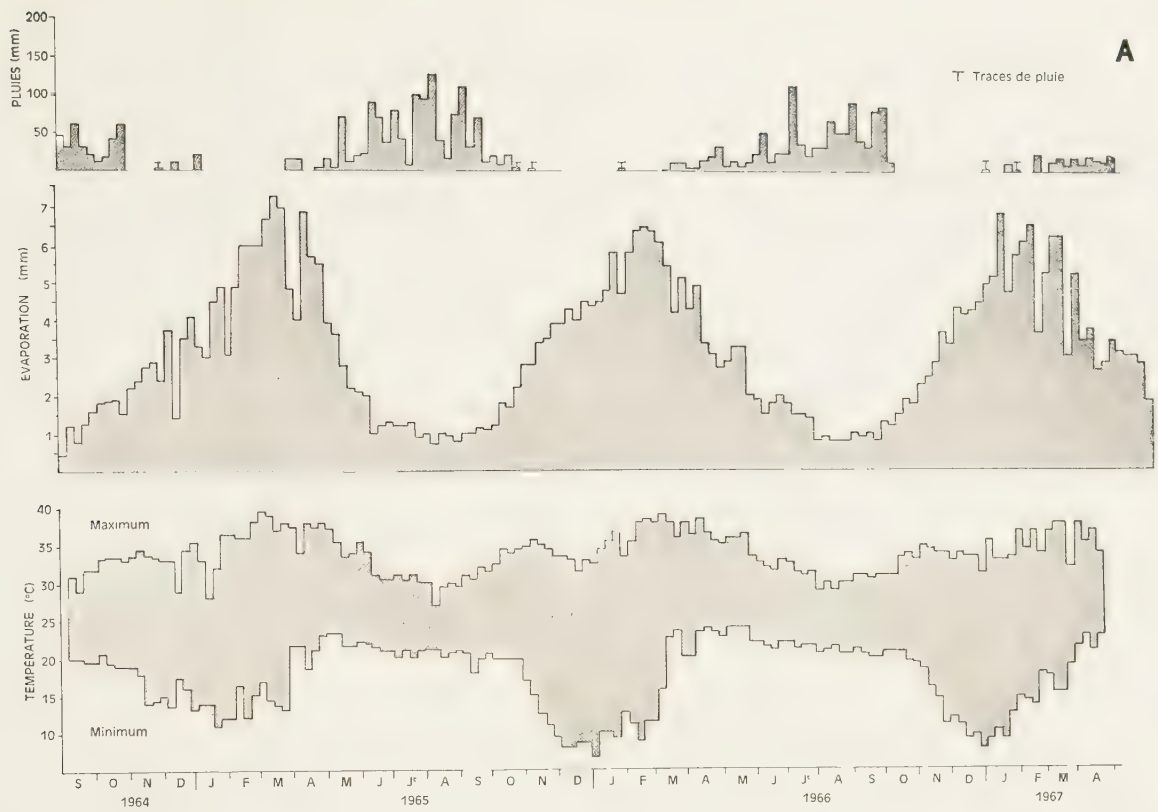


Fig. 43.

3 — FLUCTUATIONS SAISONNIERES.

— Forêt classée du Kou.

Comme la plupart des insectes, les glossines présentent une sensibilité ou une réaction aux facteurs de l'environnement différentes selon leur âge. Il convient donc, pour étudier la dynamique des populations, de distinguer les sexes et les grandes classes d'âge.

Pour les femelles, la méthode de détermination de l'âge physiologique nous permet de fusionner les groupes en quatre tranches d'âges délimitées de façon précise et sans ambiguïté :

- les nullipares ténérales qui ont éclos le jour ou la veille de leur capture,
- les nullipares non ténérales, qui doivent venir prendre leur deuxième repas avant la première ovulation,
- les jeunes pares, qui ont déposé deux larves et mûrissent la troisième,
- les vieilles pares, qui ont déposé plus de deux larves.

Pour les mâles les classes d'âge consistent en :

- ténéraux,
- jeunes (groupes 1, 2, 3 de JACKSON),
- vieux (groupes 4, 5, 6 de JACKSON).

Comme les méthodes d'étude des populations de glossines sont relatives, il n'importe pas de connaître la variation des effectifs absolus mais plutôt de mettre en parallèle la variation des tranches d'âge. Pour rendre comparables les graphiques, nous avons calculé leurs ordonnées sur la base d'un pourcentage, en prenant comme unité de référence l'effectif moyen de chaque tranche d'âge, pour toute la durée de l'étude.

Pour les femelles, les effectifs impliqués sont 2 442 nullipares ténérales, 841 nullipares non ténérales, 1 289 jeunes pares et 1 251 vieilles pares ; pour les mâles : 1 131 ténéraux, 8 328 jeunes, 763 vieux.

POPULATION FEMELLE.

La population se trouve à son maximum de développement vers la fin juillet (fig. 43) ; de part et d'autre de ce maximum absolu, la croissance et la décroissance sont assez symétriques, rapides et de forte amplitude. A partir de septembre-octobre et jusqu'au mois de juin, la population passe par trois maximums relatifs, en novembre, février et mai. Le minimum absolu se place vers la fin décembre-début janvier ou vers la fin mars-début avril. La variation entre les extrêmes est de grande amplitude puisque, pour les vieilles pares, en 1966, le maximum a été de 50 fois le minimum. Le niveau des maximums relatifs est variable et semble lié à l'allure de la grande décroissance de fin de saison des pluies-début de saison sèche.

L'allure générale du graphique, d'une année à l'autre, est constante.

POPULATION MÂLE.

Le graphique (fig. 44) des trois tranches d'âge de la population mâle présente les mêmes grandes variations saisonnières que celui des femelles : maximum absolu en juillet et trois maximums relatifs, mais les relations entre tranches d'âge ne sont pas aussi nettes que pour les femelles ; la raison en est sans doute le fait que la méthode de détermination de l'âge des mâles, par le degré d'usure des ailes, manque de préci-

sion ; nous avons vu, en effet (p. 114-115), que les groupes d'âge considérés se chevauchent largement et sur plusieurs tranches d'âge chronologique. D'autre part, il apparaît des « décollements » de courbes beaucoup plus importants que chez les femelles, en particulier en novembre 1965, février-mars 1966 et en septembre 1966. Les maximums ne coïncident pas toujours et il existe des décalages de ces derniers dans le temps.

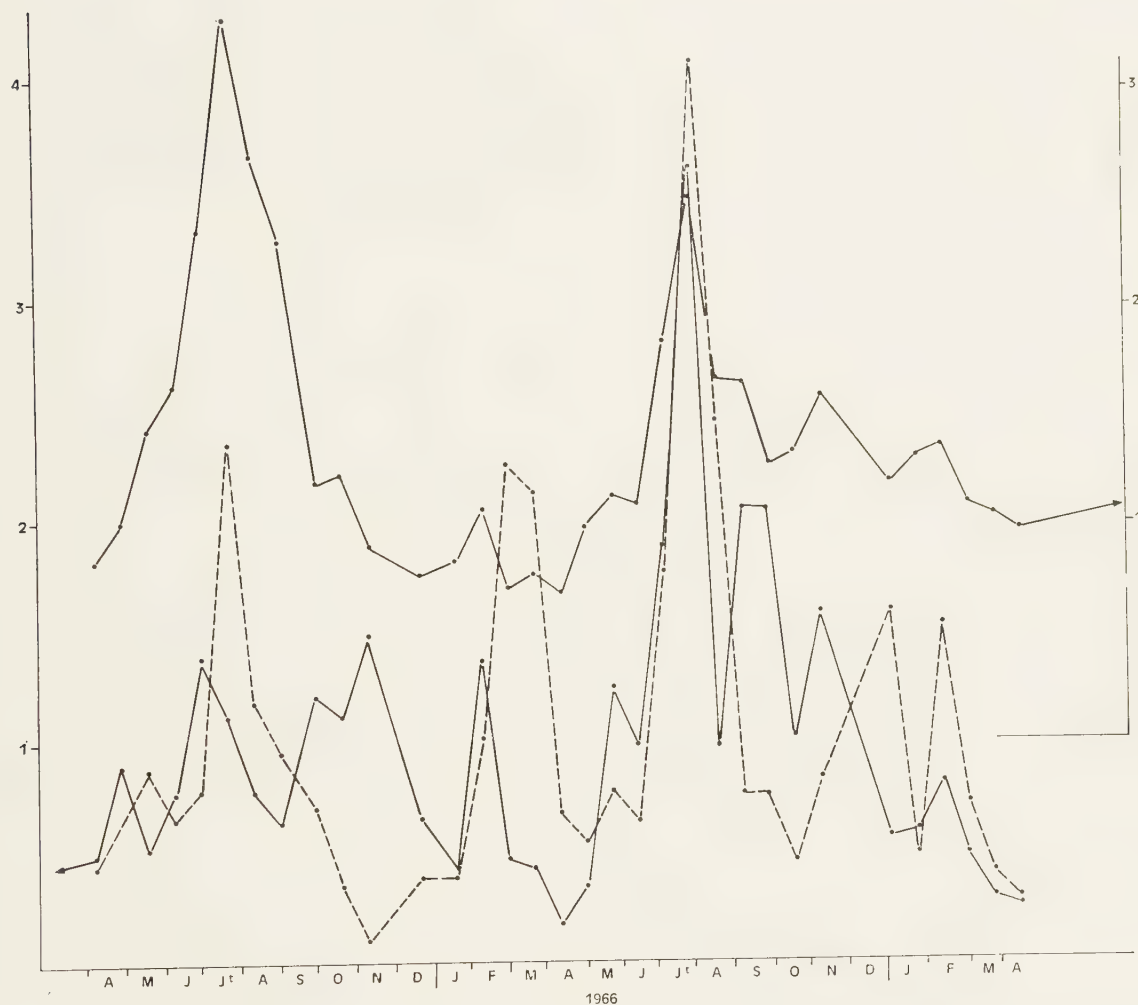


Fig. 44. — Fluctuations saisonnières de la population mâle ; échantillons de trois catégories d'âge capturés aux deux points G1 et G2 de la forêt du Kou :
 — graphique du bas : ténérax (tirets), jeunes (trait plein) ;
 — graphique du haut : vieux.
 L'unité conventionnelle est égale à l'effectif moyen hebdomadaire calculé sur les captures de 33 semaines.

Il semblerait donc plus approprié de ne considérer que des ténérax et des non-ténérax mais l'étude des populations mâles perdrait beaucoup d'intérêt comparée aux possibilités offertes par la population femelle.

— Comparaison des fluctuations saisonnières dans les trois gîtes d'étude.

La comparaison des fluctuations entre les trois gîtes porte sur la fraction non téné-rale de chacun des sexes. Les effectifs réels ont été transformés, comme dans le para- graphe précédent, en prenant comme unité l'effectif moyen du total des captures de chaque gîte et chaque sexe (fig. 45-46).

POPULATION FEMELLE.

Alors que la population de la forêt du Kou présente des variations périodiques net-tes et assez régulières, tout à fait comparables d'une année à l'autre, les populations des autres gîtes se distinguent par une involution marquée, surtout à partir de mai-juin 1965. La population de la forêt du Kou a supporté le prélèvement d'échantillons, alors que celle des autres gîtes a été fortement perturbée.

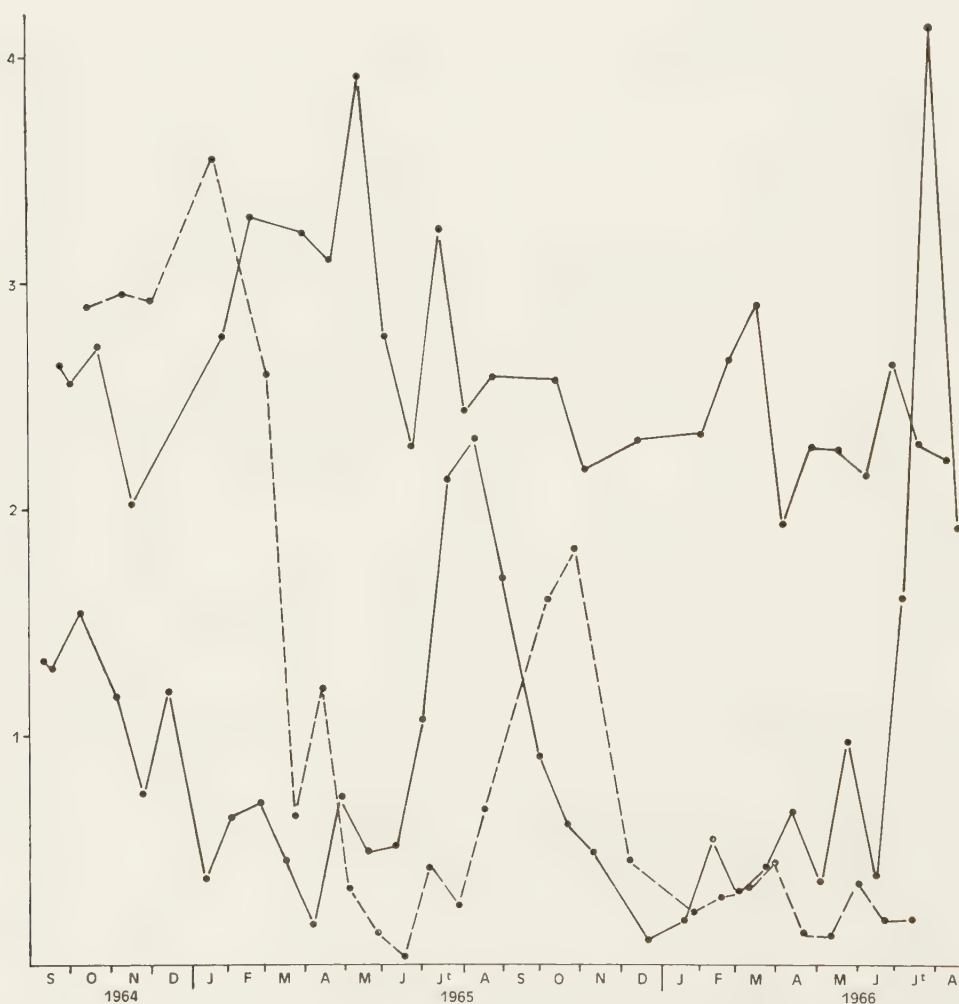


Fig. 45. — Comparaison des fluctuations saisonnières des populations femelles non téné- rales de la forêt du Kou (trait plein inférieur), de la forêt galerie de Poa (tirets), du gîte de Matourkou (trait plein supérieur, décalé vers le haut de 1,5 unités conventionnelles).

Si nous retrouvons, pour la population du gîte de Matourkou, les mêmes fluctuations générales, il faut cependant noter un décalage des « pics » dans le temps et l'on peut, sans difficulté, faire correspondre chacun d'eux à chacun de ceux de la population de la forêt du Kou (fig. 45). L'explication d'une telle situation est difficile à trouver ; est-ce un effet de la concentration-dispersion plus accentué dans une galerie étroite que dans un gîte de forêt ? L'échantillonnage d'une population peu abondante ne reflèterait pas le cours normal des événements, mais une modification de ce dernier sous l'influence de facteurs perturbateurs artificiels.

Les résultats de la forêt de Poa sont encore plus aberrants.

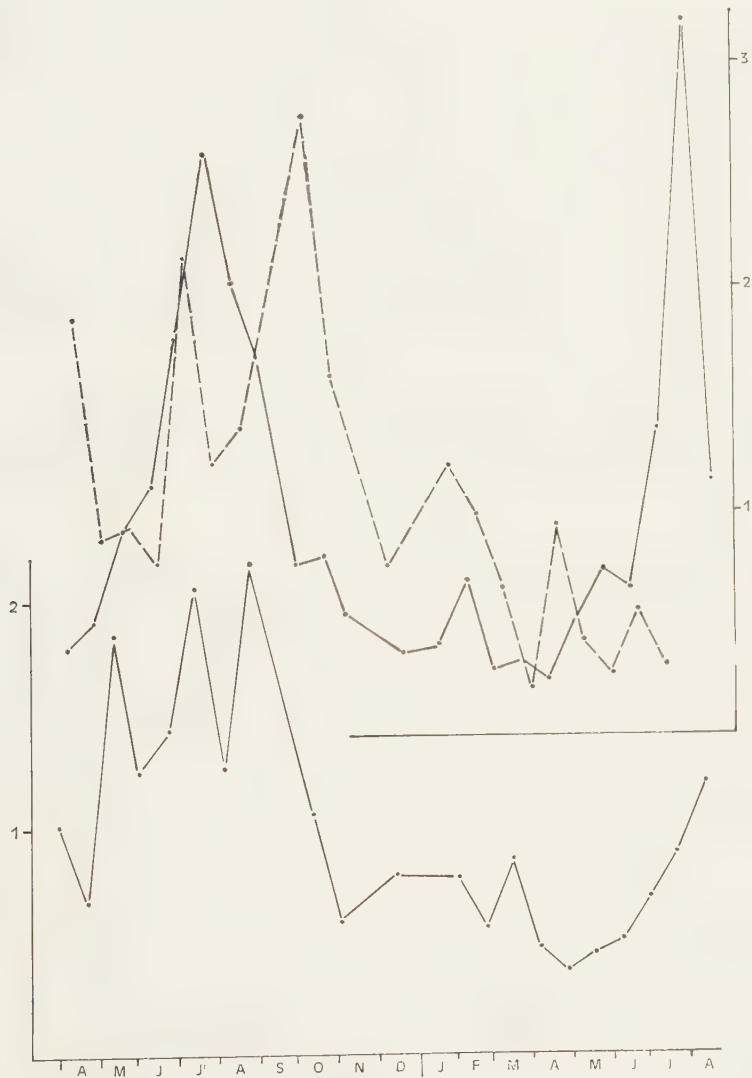


Fig. 46. — Comparaison des fluctuations saisonnières des populations mâles non ténérables de la forêt du Kou (trait plein supérieur), de la galerie forestière de Poa (trait plein inférieur), et du gîte de Matourkou (tirets).

MALES.

Nous retrouvons, *grosso modo*, au gîte de Matourkou, les mêmes caractéristiques que pour les femelles avec, aussi, le décalage des « pics » (fig. 46) alors que dans la galerie de Poa, si nous faisons abstraction des « dents de scie », nous retrouvons une situation assez proche de celle de la forêt du Kou : une phase maximum en saison des pluies et une phase minimum en saison sèche.

Il semble donc que, pour un gîte de galerie forestière, on obtienne une représentativité de l'échantillon de la population mâle meilleure que celle de la population femelle. On notera que cette dernière accuse un net déficit numérique en période de forte population.

Les résultats obtenus dans la forêt du Kou doivent être considérés comme les plus dignes d'intérêts aussi serviront-ils de termes de comparaison entre populations des deux grandes zones bioclimatiques.

GASCHEN (1944 c, 1945) avait déjà donné un graphique partiel des fluctuations saisonnières dans la région de Bobo-Dioulasso.

— **Comparaison des fluctuations saisonnières en zone de savane et en zone de forêt.**

Les fluctuations des populations de *G. palpalis gambiensis*, en savane postforestière du Liberia (FOSTER, 1963 c) sont, dans leur ensemble, semblables à celles de savane du nord, en saison des pluies ; elles diffèrent, en saison sèche, par le niveau presque égal à celui de la saison des pluies.

En forêt (FOSTER, 1964), les grandes variations sont identiques et il a été remarqué que la décroissance de septembre coïncide avec le « climax » des pluies. Le niveau des populations est au plus bas en mars, mais demeure élevé durant le reste de la saison sèche. Le climat ne connaît pas les extrêmes de savane.

— **Comparaison entre *G. palpalis gambiensis* et *G. palpalis palpalis*.**

Les ressemblances entre ces sous-espèces voisines sont très grandes. Toutes deux vivent sous des climats tout à fait comparables. Katabu, localité proche des gîtes étudiés par NASH et PAGE (1953) se trouve sur le parallèle 10° 42' N et Bobo-Dioulasso sur le parallèle 11° 10' N. Il est remarquable de constater que le graphique des auteurs précités est presque superposable à celui que nous avons construit, mais avec toutefois un décalage de deux mois.

4 — MECANISME DES FLUCTUATIONS ET FONCTIONNEMENT DU SYSTEME BIO-TIQUE.

Les fluctuations de la population femelle de la forêt du Kou sont l'expression la plus fidèle de la dynamique des populations ; nous la prendrons comme base pour étudier l'action des facteurs de l'environnement.

Les variations positives et négatives des quatre classes d'âge sont le plus souvent concomitantes (fig. 43) et l'on note très peu de discordances ; ces dernières sont de deux sortes :

— des variations inverses : une classe croît alors que l'autre ou les autres décroissent ;

— des variations de même sens, mais d'amplitude nettement différentes, qui sont un indice persistant de l'effet des facteurs de l'environnement sur les générations ou cohortes successives.

Cet effet s'amortit en fonction du temps, à la façon d'un mouvement ondulatoire.

La classe des nullipares ténérables exprime le potentiel reproductif des générations mères, corrigé par la mortalité pupale. La tranche des nullipares non ténérables représente l'aptitude des jeunes à survivre après les premiers jours de leur vie imaginale.

L'importance numérique relative des jeunes et vieilles paires est un indice de longévité.

Au début de la saison des pluies, le graphique des vieilles paires coupe celui des jeunes paires et le recoupe à la fin de cette même saison, après une divergence vers les maximums absolus. Cela est dû à la longévité qui agit sur la population par un effet cumulatif ; les individus, vivant plus longtemps, s'ajoutent et ainsi se produit un chevauchement de plusieurs générations. Il en résulte l'explosion démographique de juin-juillet.

En saison sèche se produit le phénomène inverse.

La recherche des « facteurs clés » responsables des fluctuations se fait par l'étude parallèle de tous les facteurs de l'environnement :

- les éléments climatiques : température, humidité, évaporation, précipitations ;
- la végétation et le sol ;
- les hôtes, les ennemis naturels (parasites et prédateurs).

— Action de la température.

L'action de la température est rapide (mort) ou lente (développement embryonnaire et larvaire, cycle ovaro-utérin).

LA TEMPÉRATURE MAXIMUM passe, en saison sèche chaude, par des valeurs nettement défavorables et, à la limite, léthales ; elle pourrait aussi, lorsqu'elle dépasse 30°C, empêcher l'éclosion des œufs *in utero* (MELLANBY H., 1937). Or, de telles températures sont enregistrées de janvier à juin et particulièrement en avril, lorsqu'elles atteignent 30,4° C à 9-10 h du matin, 35° C entre 15 et 16 h et 32,4° C entre 17 et 18 h ; mais leur effet défavorable est amorti parce que les glossines trouvent des lieux de repos à écioclimate plus conforme à leur « base des réactions ». Elles ne doivent donc agir vraiment qu'à l'acmé de la saison sèche, comme tendrait à le prouver la forte proportion de femelles à utérus vide ou contenant un œuf.

En-dessous des valeurs léthales ou nocives, la température maximum agit favorablement en provoquant une contraction du cycle ovarien et de la durée du stade pupal (p. 153, 154, 159).

PHELPS et BURROWS (1969) ont trouvé, pour *G. morsitans orientalis*, des températures léthales 50 assez élevées : 40,6° C pendant une heure d'exposition et 38,9° C pendant 6 heures. *G. palpalis gambiensis*, sous-espèce riveraine, est moins tolérante que la précédente mais ces hautes températures ne doivent pas se rencontrer souvent dans le sol des lieux de reproduction de la région de Bobo-Dioulasso (fig. 32) et d'autant moins que les femelles, en saison sèche, vont déposer leur larve dans les endroits retirés, à l'ombre et près de l'eau.

La puppe enterrée ou protégée par la litière se trouve dans un milieu convenable.

LA TEMPÉRATURE MINIMUM de l'écoclimat, qui dépasse 20° C durant une bonne partie de l'année, n'agit vraiment que durant les mois de saison sèche froide, de novembre à mars, lorsqu'on observe un allongement de la durée du stade pupal et un ralentissement du rythme ovulaire. PHELPS et BURROWS (*loc. cit.*) mentionnent des températures léthales 50 de — 4,8° C pendant 2 heures et — 3,4° C pendant 6 heures. Les températures minimums atmosphériques observées en savane de l'Afrique Occidentale ne sont jamais inférieures à 5° C.

Dans le sol, la température ne doit pas descendre au-dessous de 15° C. (fig. 32).

En saison sèche froide, l'effet des hautes températures de la journée est masqué par celui des basses températures nocturnes, qui peut se prolonger dans la matinée.

Si l'effet léthal des basses températures est négligeable, ces dernières jouent cependant un rôle important en allongeant la durée de la période préreproductrice des femelles et, partant, en minimisant le chevauchement des générations. Sous l'écoclimat de la forêt du Kou, cette période préreproductrice (stade pupal + période nullipare) dure en moyenne 58 jours en janvier et 37 jours en avril ; la différence entre ces extrêmes représente la durée de deux cycles ovaro-utérins.

— Action de l'évaporation.

L'évaporation synthétise en quelque sorte l'ensemble des éléments climatiques : température, humidité, vents, insolation, nébulosité et précipitations ; elle est, en outre, un indice de l'isolement d'un gîte et du maintien des conditions favorables de l'environnement immédiat de la glossine. Son action défavorable de novembre-décembre à mars-avril s'exerce surtout sur la longévité de l'imago et la mortalité pupale, en mars, lorsque l'humidité du sol est la plus basse. Les pluies précoces d'avril ou les rares pluies de saison sèche peuvent, pendant quelques jours, réduire l'évaporation et la température et permettre ainsi aux pupes de franchir la période critique de cinq jours durant laquelle la perte d'eau, par transpiration, est importante. L'évaporation, à la fin de la saison des pluies, devient un facteur défavorable ; les eaux de pluies imprègnent tout, ne s'évaporent que très lentement et favorisent ainsi la pullulation de microorganismes (bactéries, champignons), surtout en août et septembre.

— Action des précipitations.

La pluviométrie et la répartition des pluies jouent aussi un rôle important. Nous avons vu dans le paragraphe précédent leur action sur la température et l'évaporation (ou le déficit de saturation).

La pluviométrie, durant les années d'étude, a été de : 1 334,0 mm en 1964, 1 229,3 mm en 1965 et 929,3 mm en 1966 ; la moyenne sur 30 années est de 1 180,8 mm.

En 1965, année excédentaire, la population, pour atteindre son maximum, s'est accrue, en trois semaines, de 0,32 unité pour les vieilles pares et 0,46 unité pour les ténérales alors qu'en 1966, année déficitaire, cette croissance, en trois semaines, a été de 2,97 unités pour les vieilles et de 1,13 unités pour les ténérales ; il était tombé à la date du maximum, pour la première de ces années, 660,3 mm de pluie (total cumulé) et pour la seconde : 338,0 mm. Dans le même temps, la courbe de décroissance de l'évaporation était plus accusée en 1965 qu'en 1966. L'action des microorganismes était peut-être plus précoce la première année.

Les premières fortes pluies ont un effet de « lessivage » des lieux de reproduction qui sont, à la fin de la saison sèche, dans les parties basses plus humides. Cette action

doit être brève, car les femelles, par la suite, déposent leurs larves sur les parties hautes du gîte. C'est ce que semble signifier le ralentissement brusque de la croissance de la population en mai 1965, lorsqu'il est tombé 102,3 mm de pluie, alors que ce ralentissement a eu lieu en 1966, en juin, lorsqu'il est tombé 107,0 mm ; en mai de cette dernière année, on a observé une croissance de la population et non l'inverse, mais il était tombé seulement 46,2 mm de pluies.

La façon dont se termine la saison des pluies semble influencer sur l'allure de la décroissance de la population. En 1966, année de déficit pluviométrique, les pluies étaient réparties plutôt sur la fin de la saison, alors qu'en 1965 elles l'étaient sur toute la saison ; en outre, il est tombé au mois d'octobre 10,3 mm de pluie, la première de ces années et 47,1 mm à la seconde. De son côté, la population est demeurée, de septembre à décembre 1966, à un niveau plus élevé que celui de 1965 et même a accusé une légère croissance en octobre-novembre ; l'année précédente, la décroissance avait été continue.

La décroissance de la population devient moins forte lorsque l'évaporation augmente et atteint 2 mm (valeur macroclimatique).

— Action de la végétation.

La végétation, dont la croissance est liée au rythme saisonnier, fournit aux glossines les « endroits pour vivre ». Son rôle est sans doute déterminant en saison sèche, lorsque le feuillage est réduit et que le climat est défavorable.

Les populations peuvent subir localement l'effet des facteurs anthropiques : déboisement pour l'installation de jardins au bord des cours d'eau et feux de brousse.

— Action des hôtes.

Nous avons vu, dans la partie consacrée aux relations avec les autres animaux, que depuis quelque temps les écologistes ont tendance à admettre que les hôtes présentent une disponibilité limitée. L'abondance d'une population de glossines peut donc dépendre de celle des hôtes ; que cette dernière fluctue au cours des saisons et la première suit. En fait, dans le cas de *G. palpalis gambiensis*, il semble peu probable que, dans les galeries forestières, la disponibilité des hôtes varie beaucoup, car les plus importants d'entre eux sont ceux qui vivent en permanence dans cet habitat (varans et crocodiles).

Un gîte, de par sa configuration topographique et végétale et son potentiel faunistique, présente une certaine capacité déterminée par l'importance des lieux qu'il procure pour que l'insecte vive (climat et végétation), se reproduise (sol) et se nourrisse (territoire des hôtes) : les trois conditions indispensables à la pérennité de l'espèce.

— Action des ennemis naturels.

Parasites et prédateurs sont sans doute nombreux et actifs durant toute l'année, mais comme les mentions que nous avons faites dans la quatrième partie du chapitre ne représentent pas une étude exhaustive du problème, nous ne pouvons mettre en évidence leur rôle permanent dans la dynamique des populations. Pourtant, à certaines époques de l'année, les ennemis naturels semblent bien jouer un rôle d'une importance telle que nous devons les considérer comme des « facteurs clés ».

Nous avons fait allusion, déjà, à l'action probable d'un prédateur des pupes au début de la saison des pluies et des microorganismes à la fin, ou encore, à celle des araignées qui pullulent en période humide. La grande décroissance de la population, en sep-

tembre, ne peut s'expliquer que par l'intervention directe d'un facteur autre que les facteurs climatiques, car ces derniers, ce mois-là, favorisent une grande longévité.

Cette phase des fluctuations saisonnières est un élément constant de la dynamique des populations de *G. palpalis gambiensis* et aussi de *G. palpalis palpalis*, comme l'ont noté NASH et PAGE (1933, p. 99) : « ... quand ont lieu les fortes pluies et que le taux d'évaporation est presque minimal. »

Des auteurs ont signalé la pullulation de champignons pathogènes sur les glossines, en périodes de fortes pluies : au Tanganyika (NASH, 1933 a), au Nigéria du nord (LESTER, 1934) et au Somaliland (MOGGRIDGE, 1936).

— Action de la contraction et de la dispersion.

Nous avons vu précédemment que ce mécanisme est lié au comportement des glossines et qu'il tend à fausser l'aspect des phénomènes, surtout au moment où il entre en jeu ; au début de la phase de dispersion, en octobre, a lieu une baisse apparemment plus rapide de la population, alors que les conditions ne sont pas particulièrement défavorables ; en février, au début de la phase de contraction, la population subit, inversement, une croissance apparente.

— Le soi-disant arrêt de la reproduction.

BUXTON (1955, p. 340-345) a revu un problème qui a été soulevé depuis longtemps, à savoir : l'existence d'une saison de la reproduction (breeding season). Il cite les observations faites sur *G. palpalis palpalis* et *G. p. gambiensis* (*G. palpalis* auct.) de JOHNSON et LLOYD (1923) au Nigeria, de GORDON et DAVEY (1930) au Sierra Leone, de BEQUAERT (1946) et de SQUIRE (1950) au Liberia, et de NASH (1948) en Afrique de l'Ouest. Ces auteurs, sauf SQUIRE, ont pensé avoir mis en évidence un arrêt de la reproduction à l'époque des fortes pluies. Après cette revue, FOSTER (1964) a encore affirmé qu'il y a arrêt de la reproduction au Liberia ; ce même auteur cite VEATCH *et al.* (1946) et mentionne que 75 % des femelles sont gravides à la fin de la saison sèche et seulement 36 % en juin. NASH et PAGE (1953), au Nigeria du nord, et PAGE (1959), au Nigeria du sud, ont reconsidéré le problème et affirment (NASH et PAGE, 1953, p. 107) « qu'il ne peut être question d'une cessation de la reproduction, en saison des pluies, sous ces latitudes » ; mais les mêmes auteurs ajoutent (p. 109) : « Malheureusement nous n'avons aucune donnée disponible sur le pourcentage des jeunes (ténérales) mouches aux différentes saisons ». JORDAN (1962), au cours d'une nouvelle étude en Nigeria du sud, a trouvé 40 % de *G. palpalis* avec un œuf ou une larve *in utero*.

Nos propres résultats montrent qu'aucun indice anatomique, chez les femelles, ne nous permet de déduire qu'il y a cessation de l'activité reproductrice, car, lorsque l'utérus est vide, il y a un œuf mûr prêt à descendre ; nous avons vu au chapitre III (p. 130) que les anomalies de la reproduction sont trop rares pour être impliquées dans la dynamique des populations ; d'autre part, les variations de la fraction nullipare ténérale et celles des trois autres fractions de la population femelle (graphique de la fig. 43) sont concomitantes pendant les 43 semaines d'observation. On peut donc définitivement infirmer l'allégation selon laquelle il se produit un arrêt de la reproduction, en zone de

Fig. 47. — Schéma synoptique de l'action des facteurs biotiques et abiotiques sur une population au cours de l'année.

« + » : action positive, augmentation de la population ;

« — » : action négative, diminution de la population ;

signes cerclés : lorsque le facteur peut être considéré comme « facteur-clé ».

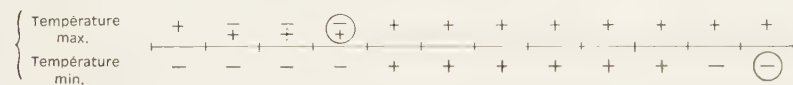
FACTEURS
CLIMATIQUES



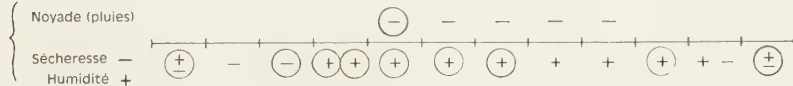
LONGEVITE



FECONDITE



MORTALITE
PUPALES



Prédateurs



Parasites



Mouvement
dispersif



VARIATIONS
DE LA
POPULATION

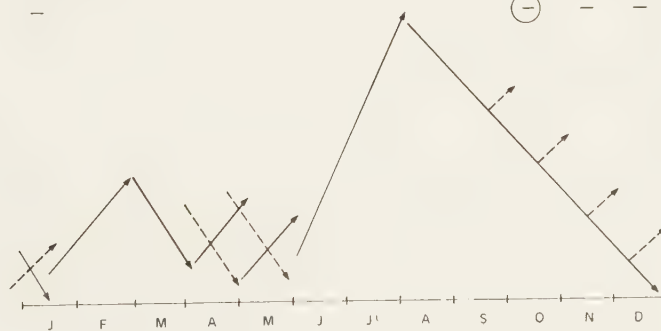


Fig. 47.

savane. Enfin, on observe le maximum d'utérus vides au moment où augmente la population (fig. 40).

Lors d'enquêtes sur *G. p. gambiensis* dans la région de Daloa (6°27'W/6°53'N), ville située en une zone forestière comparable à celle du Liberia, BRENGUES *et al.* (1969), SALES et GBAGUIDI (1969) ont disséqué les femelles pour déterminer l'âge physiologique. Les résultats reproduits dans le tableau (XLIX) montrent que 28,6 % et 30,4 % seulement des femelles étaient susceptibles de porter une larve ou un œuf. Dans le premier cas, 4 utérus sur 24 étaient vides et dans le second, 2 sur 19. Donc, la grande majorité des femelles sont nullipares ou en période préreproductrice (ou pré-ovulaire).

TABLEAU XLIX

Age physiologique et état de l'utérus des femelles de *G. p. gambiensis* capturées dans la région de Daloa (Côte-d'Ivoire). Utérus vide (v), avec un œuf (a), avec une larve de 2^e stade (b), avec une larve de 3^e stade (c).

Mois	Nullipares	Pares				% de femelles en période reproductrice
		v	a	b	c	
Fin janvier- début février	60	4	10	8	2	28,6
Mars	48	2	12	6	1	30,4

Comparés aux 36 % de gravides de FOSTER et aux 40 % de JORDAN (1962), les 23,8 % et 27,5 % observés à Daloa indiqueraient, dans le cas d'un arrêt de la reproduction, une situation d'autant plus critique que les observations ont été faites à une autre période que celle considérée, par FOSTER, comme défavorable. Or, la très forte proportion des nullipares d'une part et le faible nombre des utérus vides d'autre part, démontrent de façon péremptoire que la situation est normale, même avec un pourcentage de gravides inférieur à celui considéré par FOSTER comme impliquant un arrêt de la reproduction.

On ne peut donc, dans les conditions des observations réalisées en Côte d'Ivoire, admettre qu'il existe une saison ou un arrêt de la reproduction. Nous partageons l'opinion de NASH et PAGE (1953, p. 109) selon laquelle il faut être prudent dans l'interprétation des proportions ; nous ajouterons toutefois que l'examen approfondi de l'appareil génital femelle lève toute ambiguïté.

Conclusions.

Les populations de *G. palpalis gambiensis*, dans les galeries forestières de savane du nord, subissent l'action de facteurs climatiques qui fluctuent entre des extrêmes très éloignés, aussi présentent-elles des caractéristiques physiologiques et démographiques très variables.

La longévité et la fécondité ne sont pas les seuls éléments en jeu de la dynamique des populations ; des événements accidentels tels que noyade des pupes et prédation interviennent. Malgré le défaut de preuves formelles, il semble bien qu'un microorganisme parasite intervient en fin de saison des pluies, comme « facteur régulateur » qui empêche la population d'atteindre une trop grande abondance.

Si, en saison sèche, la température et la forte évaporation sont les « facteurs clés »,

leur effet peut être atténué par des chutes de pluies occasionnelles ou précoces qui provoquent de petites croissances épisodiques. Au contraire, à la fin de la saison des pluies, une récession des précipitations modère la pullulation des ennemis naturels.

Les éléments du système biotique interviennent donc périodiquement pour jouer, chacun leur tour, le rôle de « facteur clé » ; le jeu paraît subtil, particulièrement aux périodes de transition saisonnière, quand ils peuvent intervenir à plusieurs, par une action conjuguée ou antagoniste. Les observations faites sur plusieurs années montrent, en effet, que la même association de facteurs peut avoir une action favorable ou défavorable selon la « conjoncture climatique ».

La situation des populations, bien que déterminée par des lois générales imposées par le rythme climatique saisonnier, est donc variable d'une année à l'autre.

Les diverses possibilités résultant de la combinaison des facteurs et de l'action particulière des « facteurs clés » peuvent se résumer en un tableau synoptique (fig. 47).

Cette synthèse met en évidence une alternance du sens des variations telle que les populations ne se trouvent jamais dans une situation stable.

CONCLUSION DU CHAPITRE IV

Pour chacune des grandes rubriques de ce dernier chapitre, nous avons déjà tiré la conclusion. Nous nous proposons maintenant de dégager le problème fondamental soulevé par les études écologiques.

L'étude de l'écologie d'une espèce est faite en examinant des échantillons prélevés d'une population naturelle. Il se pose donc constamment le problème de la représentativité qui est particulièrement important dans le cas d'insectes dont le comportement est lié non seulement à ses propres besoins vitaux, mais aussi à son environnement et en particulier au comportement de l'hôte.

Les glossines réagissent différemment selon leur sexe, leur âge et leur état physiologique (faim, gravidité, comportement sexuel). Elles sont capturées quand elles sont actives, donc sous l'influence des stimuli internes aussi bien qu'externes. Il devient alors difficile de connaître la composition réelle des populations par sexe, groupes d'âge, stades de réplétion ou de gravidité. L'incertitude est liée à la notion de « disponibilité ». La glossine apparaît au captureur par un concours très complexe de circonstances.

La solution du problème consisterait à étalonner l'échantillonnage. Des tentatives ont été faites pour évaluer les densités réelles mais il semble qu'elles n'aient pas assez tenu compte de la composition des échantillons.

Les résultats exposés dans ce chapitre permettent de distinguer deux sortes d'échantillonnage :

— L'échantillonnage indépendant de l'état physiologique.

Dans le cas de *G. palpalis gambiensis* la répartition des individus d'un échantillon paraît assez représentative et conforme à ce que l'on attend d'une pyramide des âges. Cela est dû sans doute au fait que cette sous-espèce vient facilement à l'homme. Les ténérals toutefois sont en excès.

— L'échantillonnage dépendant de l'état physiologique.

Il s'agit des états physiologiques qui conditionnent l'activité (sexe, stade de réplétion ou de gravidité).

Prélever la fraction active d'une population ne nous permet donc pas de connaître la composition exacte de cette dernière.

Pour remédier à cela, on pourrait évaluer la « disponibilité » des diverses catégories de l'état physiologique par le lâcher de cohortes d'effectif constant et égal pour les deux sexes, pendant plusieurs saisons. Cela suppose résolu le problème de l'élevage en masse.

Une autre solution consisterait à pratiquer l'échantillonnage sur la fraction au repos de la population. Les individus seraient alors prélevés au hasard. Ainsi pourrait-on estimer la proportion des gorgés et des affamés, des femelles gestantes et la sex-ratio réelle. Mais il faudrait auparavant bien connaître les lieux de repos diurnes afin de trouver les individus sauvages sans user du stratagème du marquage-lâcher-recapture.

Comme la glossine passe la plupart de sa vie au repos, il importe de connaître les conditions de vie dans son microenvironnement. Les études écologiques doivent parvenir à une analyse de plus en plus fine des événements et de leurs causes.

L'estimation de la densité réelle est un des buts de l'étude des populations de glossines ; pour y parvenir il faudra imaginer des méthodes d'échantillonnage numérique plus efficaces et plus fidèles, indépendantes des facteurs de variation liés au comportement de l'agent de capture ; le piège demeure le moyen le plus facile à normaliser.

Les résultats exposés dans ce dernier chapitre constituent une contribution à la connaissance des grandes lignes de l'écologie de *G. palpalis gambiensis*, dans ses habitats de savanes, en mettant en œuvre des méthodes de recherches classiques et quelques méthodes nouvelles. Il conviendrait de poursuivre les investigations pour développer nos connaissances sur des sujets particuliers tels que la disponibilité, les lieux de repos diurnes, la dispersion éloignée et l'estimation des densités réelles.

CONCLUSIONS GENERALES

G. palpalis gambiensis est présente dans toutes les galeries forestières ou forêts de l'Afrique Occidentale où se trouve de l'eau courante, stagnante ou souterraine pour que se maintiennent les conditions de température et d'humidité nécessaires à la survie de l'imago et des pupes.

La limite de répartition de *G. palpalis gambiensis* qui correspond à l'isohyète 1 000, en Haute-Volta et au Togo, remonte au Sénégal jusqu'à l'isohyète 700 ; dans ce dernier pays, l'influence océanique permet à l'atmosphère de se maintenir à une humidité élevée, malgré les faibles précipitations. Ainsi, en définitive, si l'on recherche l'élément macroclimatologique qui exprime le mieux le facteur limitant de la répartition, nous découvrirons que c'est l'humidité relative maximum moyenne de 50 % en janvier.

Avant d'aborder l'étude écologique de la sous-espèce, il a été nécessaire de rechercher des critères de l'état physiologique dont les changements observés permettent d'évaluer l'effet de l'action des facteurs de l'environnement.

I — Conclusions sur les observations physiologiques

— Imago.

Les points de la physiologie qui ont retenu notre attention sont ceux qui nous permettent de déterminer l'âge des individus et d'expliquer leur comportement.

Les mâles de *G. p. gambiensis* demeurent inactifs pendant un jour à l'état gorgé, mais, par la suite, ils sortent fréquemment de leur retraite pour rechercher une femelle ou se nourrir ; ils piquent à l'occasion, même si leur dernier repas n'est pas entièrement digéré.

Le comportement de piqûre semble lié à un complexe de facteurs dépendant de la glossine, de l'hôte et des conditions climatiques.

La détermination de l'âge d'un individu est d'un grand intérêt pour l'étude des populations.

L'étude approfondie du cycle ovaro-utérin nous a permis d'améliorer sensiblement la détermination de l'âge physiologique en augmentant le nombre des groupes d'âge (huit groupes au lieu de quatre), la méthode s'est révélée plus précise que celle de JACKSON (degré d'usure du bord des ailes).

Le coefficient d'allométrie, qui exprime la liaison entre la taille des deux plus gros oocytes, demeure constant durant toute la vie de la femelle ; ainsi se trouve déçu notre espoir de pouvoir discriminer les quantités des groupes supérieurs au quatrième. Nous comptons, en effet, sur un retard du démarrage de la vitellogénèse, à chaque cycle, ce qui aurait provoqué une variation du rapport des longueurs des oocytes.

Il est possible que certains organes de la femelle subissent, avec l'âge, des modifications irréversibles ; l'oviducte pourrait, par exemple, se dilater sous l'effet des ovulations répétées.

De nombreuses anomalies de la reproduction ont été observées chez les femelles sauvages ainsi que chez celles d'élevage ; elles demeurent cependant rares, mais l'avortement devrait retenir plus particulièrement notre attention, en raison de son incidence sur la dynamique des populations.

Toutes les femelles sont fécondées avant la première ovulation. Les spermathèques se remplissent après plusieurs accouplements durant la période nullipare. Après la première ponte utérine, la femelle ne s'accouple plus mais possède, en stock, suffisamment de sperme pour le reste de sa vie.

Les critères habituels de l'état ténéral ne permettent pas de déterminer l'âge avec précision ; la dévagination du ptilinum est possible durant toute la vie et la consistance molle du thorax se prolonge après la prise du premier repas qui, par définition, marque la fin de la période ténérale. Des observations préliminaires sur l'état de l'ampoule rectale, de l'intestin postérieur et des tubes de Malpighi nous laissent entrevoir la possibilité de dater l'éclosion d'un individu.

Enfin, la description inédite du système nerveux de l'appareil femelle nous fait découvrir une perspective d'études très intéressantes sur la physiologie de la reproduction chez les larvipares vrais.

— Stades préimaginaux.

Le rythme des éclosions serait lié aux variations nycthémérales de la température ; la proportion des spécimens qui éclosent le soir est d'autant plus élevée que la température minimum est plus basse.

La taille des pupes n'a pas, jusqu'ici, retenu l'attention des auteurs.

Chez *G. p. gambiensis*, nous avons constaté que les pupes mâles sauvages sont plus petites que les femelles, mais, dans les élevages, les sexes diffèrent surtout par leur largeur. Environ 23 % des pupes femelles d'élevage présentent une taille inférieure à la plus petite atteinte par les sauvages.

Le poids des pupes d'élevage, à la larviposition, est en moyenne de 22,77 mg pour les mâles et de 24,63 mg pour les femelles.

La perte de poids totale tolérée durant la période pupale est de 15 % du poids initial. Il a été constaté, en outre, que la mortalité peut être liée à un autre facteur que la perte excessive de poids.

Les observations faites, au laboratoire, sur les imagos et les pupes, ont permis de mettre en évidence les variations individuelles et sexuelles manifestées par *G. p. gambiensis* dans diverses circonstances de sa vie.

II — Conclusions sur l'étude écologique

Le climat sous lequel ont été faites les observations écologiques présente de grandes variations saisonnières de la température, du déficit de saturation, de l'évaporation et des précipitations, ainsi que des variations nycthémérales des trois premiers éléments énumérés.

L'habitat de *G. p. gambiensis*, bien qu'isolé par un écran végétal, subit des variations climatiques qui agissent ainsi sur les individus et les populations.

ACTION DES FACTEURS ECOLOGIQUES SUR LES INDIVIDUS.

L'éclosion a lieu surtout le matin, puis en fin d'après-midi ; rares sont les individus qui éclosent entre midi et 15 h. Durant la saison des pluies et le début de la saison sèche, il y a une tendance à l'étalement des émergences sur toute la matinée. L'imago *in pupa* doit présenter un cycle d'activité comparable à celui de l'imago libre.

Avant de prendre leur premier repas, les ténéaux demeurent au repos pendant un jour. Mâles et femelles sont actifs dès le lever du soleil, si la température dépasse 16° C. Le cycle d'activité se prolonge quelque peu après le coucher du soleil. Le maximum d'activité a lieu chez les mâles, le matin, entre 10-11 h, puis, entre 14 et 17 h. Les femelles sortent de leur retraite entre 8-9 h et 16 h. Le ralentissement de l'activité, vers le milieu de la journée, est moins marqué chez ces dernières. A la période des fortes pluies et en saison sèche, le cycle des deux sexes présente la même allure symétrique ; il commence alors assez tard, vers 8-9 h, en décembre-janvier et ne présente qu'un palier au milieu de la journée.

Le comportement des mâles durant la phase d'activité ne dépend pas de l'âge mais de l'état de réplétion ; les affamés viennent en plus grande proportion au milieu de la journée. Les gorgés sortent très rarement.

Les femelles ne sont actives qu'à l'état affamé et le comportement des nullipares ne diffère pas de celui des pares, comme celui des gestantes ne diffère pas de celui des non gestantes.

Le facteur externe qui rend le mieux compte des phénomènes est la lumière ; elle varie assez peu durant l'année. La pluie et le vent font cesser le vol lorsqu'ils sont de forte intensité.

Les lieux fréquentés durant la phase d'activité, les terrains de chasse, sont essentiellement constitués par les endroits dégagés tels que clairières, lisières, lit des cours d'eau, gués, sentiers forestiers, abords des ponts et des champs et jardins riverains.

La végétation est un facteur important pour la recherche de l'hôte et la glossine se manifeste d'autant plus facilement (disponibilité) que celle-là est moins dense.

En saison des pluies, le mâle demeure un jour à l'état gorgé, puis passe à l'état intermédiaire et devient affamé à partir du troisième jour, mais ce processus varie, selon les individus, en fonction de la quantité de sang ingéré et sans doute aussi, en fonction du climat supporté dans le lieu de repos. Nous ne disposons pas de résultats pour la saison sèche. Il n'existe pas de rythme défini des repas ; le mâle *G. p. gambiensis* peut être qualifié d'opportuniste.

Les repas sont surtout pris sur les hôtes qui sont largement disponibles dans les galeries forestières et les forêts. Les préférences sont donc variables d'une localité à l'autre ; dans la forêt du Kou 54,3 % des échantillons provenaient des reptiles (crocodiles et varans), 26,1 % de l'homme, 15,4 % des bovidés (antilopes, guib harnaché) et 4,2 % de primates et mammifères indéterminés.

Au cours des repas peuvent être ingérés des trypanosomes. Dans la forêt du Kou, 11,0 % des mâles et 4,0 % des femelles examinés en saison des pluies présentaient des infestations de types divers (*vivax*, *congolense* et *grayi*). La différence sexuelle du taux d'infestation semble pouvoir être attribuée à une différence de comportement entre

mâles et femelles ; les premiers sont beaucoup plus « disponibles » et ont donc plus de chance de rencontrer les reptiles infestés par *T. grayi*, le trypanosome le plus souvent observé.

Après leur repas, mâles et femelles choisissent un lieu de repos parmi la végétation. Les lieux de repos diurnes n'ont pu être trouvés en raison des difficultés de repérage, mais la nuit, à l'aide des marques de papier réfléchissant collées sur le thorax, il a été possible d'observer en détail les substrats préférés.

Dans la galerie forestière de Poa, typique pour les régions de savane, les deux sexes ont manifesté les mêmes préférences ; les trois quarts choisissent les feuilles vertes des petites plantes, 10 % les feuilles vertes des autres plantes (arbres, buissons, lianes et palmes) ; enfin le reste se répartit en proportion égale entre les feuilles sèches, d'une part, et les autres organes tels que racines, branches, fruits et tiges, d'autre part. Un spécimen seulement a été observé sur un tronc.

En saison des pluies, près du quart des échantillons se réfugie dans une zone de forte densité située près du lit du ruisseau, à moins de 1,50 m et entre 10 et 30 cm de hauteur ; le reste se répartit dans des zones plus ou moins concentriques à la précédente, avec une densité d'autant plus faible que ces zones sont plus éloignées du noyau central. Au-delà de 3 m de distance de la rive et au-dessus de 1 m de hauteur, les individus se font rares. Au début de la saison sèche, les zones de densité se contractent.

Les galeries forestières ne sont pas fréquentées sur toute leur longueur ; certaines sections sont nettement évitées ; les endroits plus particulièrement appréciés sont ceux où la rive convexe est basse, là où croissent les petites plantes, près du niveau de l'eau.

Les relevés de température et d'humidité relatives à différentes hauteurs et distances des rives n'ont pas permis de mettre en évidence le facteur qui guide les glossines dans leur choix. Nous supposons que le gaz carbonique (attractif pour les insectes hématophages) présente un gradient au fond et au bord du lit des ruisseaux, lorsqu'il est exhalé par les plantes, la nuit, et en l'absence des courants de convection.

L'état physiologique des femelles a retenu plus particulièrement notre attention.

Le degré d'insémination est plus élevé en saison des pluies qu'en saison sèche et plus élevé dans un habitat étendu de forêt que dans celui d'une galerie forestière ; dans la forêt du Kou, 45,2 % des paires avaient des spermathèques pleines contre 34,5 % dans le gîte étroit de Matourkou.

La période préovulaire dure de 7-8 jours, en avril-mai lorsque la température minimum mensuelle moyenne est de 22-23° C, jusqu'à un maximum de 12-14 jours, lorsque cette température descend entre 10 et 16° C.

Le rythme des larvipositions peut être estimé à 7-8 jours en avril et 12 jours en décembre-janvier.

La femelle va déposer sa larve, comme les espèces proches du sous-genre *Nemorhina*, dans les endroits ombragés, mais il a été constaté que la concentration des pupes, généralement observée en saison sèche, dans les lieux de reproduction très ombragés, est toute relative car, en fait, bon nombre de larves sont déposées en des points dispersés de l'habitat. Les concentrations existent aux endroits sombres particulièrement attractifs et repérés de loin, mais ces derniers sont, en valeur absolue, assez peu fréquentés.

Les gîtes présentent des sols plus ou moins favorables aux pupes ; mais, en général, il existe toujours des endroits assez proches de l'eau pour être suffisamment humides. Les mesures de température et d'humidité relatives relevées dans le sol de la

forêt du Kou ont montré que la couche d'humus ou de sable qui recouvre les pupes assure une protection efficace contre les valeurs extrêmes de température et du déficit de saturation. Les conditions ne sont défavorables qu'au plus fort de la saison sèche (dessiccation), pendant les heures les plus chaudes de la journée et à la période des fortes pluies (noyade). Les prédateurs détruiraient une forte proportion de pupes au début de la saison des pluies alors que les microorganismes interviendraient aux mois d'août et septembre.

Les trois quarts des glossines éclosent le matin et les quatre cinquièmes du reste le font en fin d'après-midi. En février, une faible proportion éclôt entre midi et 15 h.

Les prédateurs et les parasites de *G. palpalis gambiensis* n'ont pas fait l'objet d'une recherche systématique.

La découverte fortuite d'araignées, la nuit, avec des glossines entre leurs pattes, nous laisse présumer que le fait doit être assez fréquent.

L'effet du parasitisme et de la prédation devrait faire l'objet d'études quantitatives plus poussées afin d'évaluer leur importance dans la dynamique des populations.

ACTION DES FACTEURS ECOLOGIQUES SUR LES POPULATIONS.

Les populations de *G. p. gambiensis* se dispersent de façon assez homogène à l'intérieur de leur habitat et plus particulièrement de leur « ambit ». Les mouvements se font au hasard, le long des rives, mais il peut se produire des concentrations en des points plus attractifs. Une proportion non négligeable des populations quitte leur gîte (plus précisément leur ambit) pour traverser de grands espaces dépourvus de végétation et se réfugier dans un autre lieu ; les femelles se sont révélées, au cours de nos expériences de marquage-lâcher, d'excellentes « voyageuses ».

La dispersion présente un intérêt tout particulier en épidémiologie pour étudier la dissémination des trypanosomes à l'intérieur d'un foyer de trypanosomiase ou dans les régions indemnes. Il faudrait étudier, au sein d'une population, avec plus de précision, l'amplitude et la fréquence des vols à longue portée.

Les échantillons prélevés dans les conditions naturelles comportent seulement de 25 à 40 % de femelles. La sex-ratio observée n'est donc pas le reflet de la réalité ; elle représente, en fait, la disponibilité relative des sexes, laquelle varie en fonction de la saison, de la végétation et aussi des captureurs. La signification des proportions observées pourrait être comprise en organisant des lâchers, durant plusieurs saisons, de cohortes composées en nombres égaux de mâles et de femelles.

La composition par groupes d'âge peut être connue de façon assez précise grâce à la méthode de l'âge physiologique. La confrontation de l'âge ainsi déterminé, à l'âge chronologique durant une année a révélé qu'entre saison sèche et saison des pluies, il existe une grande variation du cycle reproducteur.

La proportion des ténérables, dans les captures, est assez aberrante car trop élevée par rapport à ce que l'on pourrait attendre ; la cause en est probablement le comportement des jeunes individus à la recherche de leur premier repas.

Dans un gîte important tel que celui de la forêt du Kou, la proportion des mâles affamés, calculée sur une longue période (67,1 %), est plus élevée que celle d'un gîte étroit (51-52 %). Dans le dernier cas, les conditions de vie moins favorables que dans le premier doivent inciter plus d'intermédiaires à sortir de leur retraite, ce qui fait baisser la proportion d'affamés. On pourrait remédier au défaut de l'échantillonnage de

la fraction active d'une population en prélevant les échantillons sur la fraction au repos ; on éliminerait ainsi toutes les causes d'erreurs inhérentes aux méthodes utilisant un appât.

Malgré les difficultés rencontrées, nous avons pu néanmoins, en suivant une méthode de calcul mise au point par SAUNDERS, obtenir une courbe de survie pour le mois d'août ; cette dernière se rapproche beaucoup de celle que l'auteur cité a obtenue pour *G. palpalis palpalis* au Nigéria du nord.

La fluctuation des populations est sous la dépendance étroite des phénomènes saisonniers.

Les températures élevées et la sécheresse extrême sont la cause de la grande involution de saison sèche ; les premières pluies provoquent la montée des eaux qui noient les lieux de reproduction, mais, par la suite, les femelles déposent leur larve en lieux sûrs.

Les basses températures agissent sur les populations en prolongeant la période préreproductrice (stade pupal + période nullipare) qui dure en moyenne 58 jours en janvier et 37 jours en avril ; ainsi le chevauchement des générations est moins important en saison sèche froide qu'aux autres périodes de l'année.

Les précipitations agissent non seulement par leur quantité mais également par leur répartition ; en année d'excédent pluviométrique les populations se développent moins qu'en année à déficit.

Sous la latitude de Bobo-Dioulasso, les populations se trouvent à leur maximum de développement vers la fin juillet, après une croissance rapide aux mois de mai et juin ; la décroissance en août et septembre est aussi rapide. Le minimum absolu se place vers la fin décembre-début janvier ou vers la fin mars-début avril. Il existe, en outre, trois ou quatre maximums relatifs durant la saison sèche ; ils sont liés soit au phénomène de la contraction des populations soit à certaines conditions climatiques favorables qui peuvent apparaître incidemment en période de dépression (pluies précoces).

La grande décroissance de saison des pluies ne peut s'expliquer par l'action directe des facteurs climatiques ; ces derniers, en effet, favorisent une grande longévité. Nous devons faire appel à un facteur biotique lequel, en l'occurrence, doit être la pullulation d'un microorganisme pathogène à l'acmé de la saison des pluies, lorsqu'apparaissent, partout, les moisissures. Cette action expliquerait aussi qu'en année d'excédent pluviométrique les populations se développent moins qu'en année de déficit.

Divers auteurs ont prétendu qu'il existe un arrêt de la reproduction. Nos observations, en savane et en forêt, nous permettent d'infirmer cette allégation. Il existe toujours, parmi les populations, une proportion assez importante d'individus ténéaux ; en outre, les femelles qui ont leur utérus vide présentent dans leurs ovaires un œuf prêt à être ovulé ; enfin, la proportion des femelles gestantes est tout à fait conforme à celle que l'on attend, compte tenu des processus physiologiques chez la femelle.

INTERET DE L'ETUDE ECOLOGIQUE DE *G. P. GAMBIENSIS*.

— Intérêt scientifique.

L'étude que nous avons présentée a été réalisée dans les conditions de la savane du nord où les variations climatiques importantes ont un grand retentissement sur l'écologie de *G. palpalis gambiensis* ; cette sous-espèce présente sur toutes les autres espèces

et sous-espèces d'Afrique occidentale, l'avantage d'une vaste répartition à travers des zones bioclimatiques fort différentes. Il serait donc d'un grand intérêt d'étudier les effets de l'environnement particulier à chacune de ces régions naturelles.

— **Intérêt épidémiologique.**

Il serait banal de rappeler ici le rôle éminent de *G. palpalis gambiensis* comme vecteur de la trypanosomiase humaine à *T. gambiense*, mais il importe de souligner cependant que cette sous-espèce transmet les trypanosomes dans des conditions variables avec la latitude.

Une étude comparable à celle que nous avons présentée dans ce mémoire et réalisée dans les diverses zones bioclimatiques, apporterait sans doute des éléments utiles à la compréhension de l'épidémiologie de la maladie du sommeil.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEDI (Z.H.) & MILLER (M.J.) — 1963 — Tsetse Fly puparia : A new collecting technique. *Science*, 141, 264.
- ABEDI (Z.H.) & MILLER (M.J.) — 1964 — Roadside tsetse hazard in Liberia. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 13, 499-504.
- ADAMS (T. S.) — 1970 — Ovarian regulation of the corpus allatum in the housefly, *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.*, 16, 349-360.
- ADJANOHOON (E.) — 1964 — Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale. *Mém. ORSTOM*, n°7, 178 p.
- ALEXANDER (R. D.) — 1967 — Acoustical communication in arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 12, 495-526.
- ANDREWARTHA (H. G.) & BIRCH (L. C.) — 1954 — The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, 782 p. + xi.
- Aperçus sur le climat de la Haute-Volta. 1966, 2^e édition révisée et complétée, A.S.E.C.N.A., Service météorologique, Ouagadougou, 135 p. multigr.
- Atlas International de l'Ouest africain. 1968, I.F.A.N., Dakar.
- AUBREVILLE (A.) — 1948 — Ancienneté de la destruction de la couverture forestière primitive de l'Afrique tropicale. Conf. afric. des sols de Goma (Congo Belge), 8 novembre 1948.
- AUBREVILLE (A.) — 1949 *a* — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. Géog. mar. col., Paris.
- AUBREVILLE (A.) — 1949 *b* — Contribution à la Paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. Géog. mar. col., Paris, 98 p.
- AUBREVILLE (A.) — 1950 — Flore forestière soudano-guinéenne (A.O.F., Cameroun, A.E.F.). Soc. Ed. Géog. mar. col., Paris, 523 p.
- AUBREVILLE (A.) — 1959 — La flore forestière de la Côte d'Ivoire. 2^e édition, Public. n° 15 du Centre Technique Forestier Tropical, Paris.
- AUBREVILLE (A.), DUVIGNAUD (P.), HOYLE (A. C.), KEAY (R. W. J.), MENDOÇA (F. A.) & PICHISERMOLLI (R. E. G.) — 1958 — Carte de la végétation de l'Afrique au sud du tropique du Cancer. Préparée sous les auspices de l'Association pour l'étude taxonomique de la Flore d'Afrique tropicale et publiée avec l'aide de l'UNESCO. Cook, Hammond & Kell, London.
- AZEVEDO (J. F.) & PINHAO (R.) — 1964 — The maintenance of laboratory colony of *Glossina morsitans* since 1959. *Bull. Org. mond. Santé*, 31, 835-841.
- AZEVEDO (J. F.) & PINHAO (R.) — 1966 — A cultura da mosca tsé-tsé em Lisboa. Um acidente por insecticida. *An. Inst. Med. trop.*, Lisboa, 23, 11-22.
- AZEVEDO (J. F.), PINHAO (R.), ABREU (A. M. M.) & DIAS (J. A. T. S.) — 1960 — Criação de « *Glossina morsitans* » West. no Laboratorio. *An. Inst. Med. trop.*, Lisboa, 17, 5-35.
- AZEVEDO (J. F.), PINHAO (R.) & TEIA DOS SANTOS (A. M.) — 1968 — Artificial breeding of

- tsetse fly. I. Factors connected with the feeding membrane and blood meals type. *An. Esc. nac. Saude publ. e Med. trop.*, 2, 11-17.
- AZEVEDO (J. F.), PINHAO (R.), TEIA DOS SANTOS (A. M.) & FERREIRA (A. E.) — 1968 — Studies carried out with the *Glossina morsitans* colony of Lisbon. *An. Esc. nac. Saude publ. e Med. trop.*, 2, 19-42.
- BAERENDS (G. P.) — 1959 — Ethological studies of insect behavior. *Ann. Rev. Entomol.*, 4, 207-233.
- BAGNOULS (F.) & GAUSSEN (H.) — 1957 — Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géo.*, 66, 193-220.
- BAGSHAWE (A. G.) — 1908 — Discovery of pupae of *Glossina palpalis* in natural breeding-grounds. *Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc.*, 9, 48.
- BAKER (J. R.) — 1958 — The longevity of trypanosome-infected Tsetse-flies. *E. Afr. Tryp. Res. Org., Rep.*, July 1956 — December 1957, 40-41.
- BARLET (P.) — 1962 — La Haute-Volta. Essai de présentation géographique. *Etudes Voltaïques*, N. Série, Ném. n° 3, 1-77.
- BARRASS (R.) — 1960 — The settling of tsetse flies *Glossina morsitans* Westwood (Diptera, Muscidae) on cloth screens. *Ent. exp. & appl.*, 3, 59-67.
- BARRASS (R.) — 1970 — The flight activity and settling behaviour of *Glossina morsitans* Westw. (Dipt. Muscidae) in laboratory experiments. *Bull. ent. Res.*, 59, 627-635.
- BEAMENT (J. W. L.) — 1946 — The formation and structure of the chorion in an Hemipteran, *Rhodnius prolixus*. *Quart. J. micr. Sci.*, 87, 393-439.
- BEGUE (L.) — 1937 — Contribution à l'étude de la végétation forestière de la Haute Côte d'Ivoire. Publications du Comité d'Etudes historiques et scientifiques de l'Afrique Occidentale Française, Série B, n° 4, Larose, Paris, 123 p.
- BEQUAERT (J.) — 1946 — Part. II. Tsetse flies in Liberia; distribution and ecology; possibilities of control. In : VEATCH (E. P.), BEQUAERT (J. C.) & WEINMAN (D.), Human trypanosomiasis and tsetse flies in Liberia. *Am. J. trop. Med.*, 26, suppl. to n° 5, 57-94.
- BODENHEIMER (F. S.) — 1955 — Précis d'écologie animale. Payot, Paris, 315 p.
- BOUNHIOL (J. J.) — 1938 — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. biol.*, Suppl., 24, 1.
- BRENGUES (J.), LE BERRE (R.), EYRAUD (M.) & DEDEWANOU (B.) — 1969 — La trypanosomiase humaine en zone forestière de Côte d'Ivoire. Foyer de Daloa et Gagnoa : prospection des gîtes à *Glossina palpalis gambiensis* vecteur de la maladie, condition de transmission de la maladie, projet de lutte contre le vecteur. *Rapport n° 69* Ent. Centre Muraz, O. C. C. G. E., 42 p. multigr.
- BRUCE (D.) — 1895 — Preliminary report on the tsetse-fly disease or nagana in Zululand. Durban, Bennet & Davis, 28 p.
- BRUCE (D.) & NABARRO (D.) — 1903 — *Report on Sleeping Sickness Commission of the Royal Society*, 1, 2.
- BURNETT (G. F.) — 1957 — The relation between age and cold resistance in Tsetse flies and the value of chilling when transporting tsetse for experiments. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 32, 53-58.
- BURSELL (E.) — 1955 — The polypneustic lobes of the tsetse larva (*Glossina*, Diptera). *Proc. Roy. Soc.*, (B), 144, 275-286.
- BURSELL (E.) — 1957 a — The effect of humidity on the activity of tsetse flies. *J. exp. Biol.*, 34, 42-51.
- BURSELL (E.) — 1957 b — Spiracular control of water loss in the Tsetse fly. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 32, 21-29.
- BURSELL (E.) — 1958 — The water balance of tsetse pupae. *Phil. Trans.*, (B), 241, 179-210.

- BURSELL (E.). — 1959 *a* — Determination of the age of tsetse puparia by dissection. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 34, 23-24.
- BURSELL (E.). — 1959 *b* — The water balance of tsetse flies. II. The water balance of newly emerged tsetse flies in the field. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 111, 205-235.
- BURSELL (E.). — 1960 *a* — The effect of temperature on the consumption of fat during pupal development in *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 51, 583-598.
- BURSELL (E.). — 1960 *b* — Loss of water by excretion and defaecation in the tsetse fly. *J. exper. Biol.*, 37, 689-697.
- BURSELL (E.). — 1960 *c* — Free amino-acids of the tsetse fly (« *Glossina* »). *Nature*, Lond., 187, 778.
- BURSELL (E.). — 1961 *a* — Starvation and desiccation in tsetse flies (*Glossina*). *Ent. exp. & appl.*, 4, 301-310.
- BURSELL (E.). — 1961 *b* — The behaviour of tsetse flies (*Glossina swynnertoni* Austen) in relation to problems of sampling. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 36, 9-20.
- BURSELL (E.). — 1961 *c* — Post-teneral development of thoracic musculature in tsetse flies. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 36, 69-74.
- BURSELL (E.). — 1963 — Aspects of the metabolism of amino-acids in tsetse fly. *Glossina* (Diptera). *J. Insect Physiol.*, 9, 439-452.
- BURSELL (E.). — 1964 — Nitrogenous waste products of the tsetse fly. *Proc. 12 th Int. Congr. Ent.*, London, 1964, 797.
- BURSELL (E.). — 1965 — Oxaloacetic carboxylase in flight musculature of the tsetse fly. *Comp. Biochem. Physiol.*, 16, 259-266.
- BURSELL (E.). — 1966 *a* — The nutritional state of tsetse flies from different vegetation types in Rhodesia. *Bull. ent. Res.*, 57, 171-180.
- BURSELL (E.). — 1966 *b* — Aspects of the flight metabolism of tsetse flies (*Glossina*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 19, 809-818.
- BURSELL (E.) & JACKSON (C. H. N.) — 1957 — Notes on the choriothete and milk gland of « *Glossina* » and « *Hippobosca* » (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 32, 30-34.
- BURSELL (E.) & SLACK (E.) — 1969 — Indication concerning the flight activity of tsetse flies (*Glossina morsitans* Westw.) in the field. *Bull. ent. Res.*, 58, 575-579.
- BURTT (E.). — 1936 — A simple and rapid method for extraction of the salivary ducts of tsetse fly (*Glossina*) suitable for trypanosomiasis examination. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 30, 265.
- BURTT (E.). — 1946 — Salivation by *Glossina morsitans* on to glass slides : a technique for isolating infected flies. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 40, 141-144.
- BUXTON (P. A.) — 1936 — Studies on soils in relation to the biology of *Glossina submorsitans* and *tachinoides* in the north of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 27, 281-287.
- BUXTON (P. A.) — 1955 — The natural history of tsetse flies. *Mem. Lond. Sch. Hyg. trop. Med.*, n° 10, 8 Lewis, London, 816 p.
- BUXTON (P. A.) & LEWIS (D. J.) — 1934 — Climate and tsetse flies ; laboratory studies upon *G. morsitans* and *G. tachinoides*. *Philos. Trans.*, (B), 224, 175-240.
- CARPENTER (G. D. H.) — 1912 — Progress report on investigations into the bionomics of *Glossina palpalis*, July 27, 1910 to August 5, 1911. *Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc.*, 12, 79-111.
- CARPENTER (G. D. H.) — 1919 — Third, fourth and fifth reports on the bionomics of *Glossina palpalis* on Lake Victoria. *Rep. Sleep. Sick. Comm. Roy. Soc.*, 17, 101 p.
- CARPENTER (G. D. H.) — 1920 — A naturalist on Lake Victoria with an account of Sleeping Sickness and the Tsetse Fly. T. Fisher Unwin Ltd., London, 333 p.
- CASANOVA (H.) — 1967 — Principaux types de temps en Afrique occidentale, illustrés par des situations météorologiques réelles. *Bull. I. F. A. N.*, 39, 382-408.

- CHADWICK (P. R.) — 1964 — A study of resting sites of *Glossina swynnertoni* Aust. in Northern Tanganyika. *Bull. ent. Res.*, 55, 23-28.
- CHALLIER (A.) — 1964 — Observation sur l'ovulation chez *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949. *Bull. Soc. Path. exot.*, 57, 985-991.
- CHALLIER (A.) — 1965 — Amélioration de la méthode de détermination de l'âge physiologique des glossines. Etudes faites sur *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949. *Bull. Soc. Path. exot.*, 58, 250-259.
- CHALLIER (A.) — 1968 — Etude de la présence des cicatrices copulatrices, du degré d'insémination et de leurs variations saisonnières chez les femelles de *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank en zone de savane soudanienne (Haute-Volta). *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd.*, 6, 55-68.
- CHAPIN (J. P.) — 1932 — The birds of the Belgian Congo. Part I. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 65, 1-391.
- CHEVALIER (A.) — 1948 — L'origine de la forêt de la Côte d'Ivoire. *C. R. Som. Séanc. Soc. Bio-géogr.*, 25, (214), 39-40.
- CHORLEY (C. W.) — 1933 — Traps for tsetse flies of the « crinoline » and « ventilator » forms. *Bull. ent. Res.*, 24, 315-317.
- CHORLEY (J. K.) — 1929 — The bionomics of *Glossina morsitans* in the Umniati fly belt, Southern Rhodesia, 1922-23. *Bull. ent. Res.*, 20, 279-301.
- CHORLEY (T. W.) — 1944 — *Glossina palpalis fuscipes* breeding away from water. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 19, 1-4.
- CHORLEY (T. W.) & HOPKINS (G. H. E.) — 1942 — Activity of *Glossina pallidipes* at night (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 17, 93-97.
- CHRISTOPHE (F. Sali) — 1966 — Les glossines du Cameroun : importance de leur rôle pathogène. Méthode de lutte. Thèse, Bosc, Lyon, 106 p.
- CLARK (L. R.), GEIER (P. W.), HUGHES (R. D.) & MORRIS (R. F.) — 1967 — The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen & Co Ltd., London, 232 p.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J. L.) — 1961 — Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Academic Press, New-York and London, 236 p.
- COCKINGS (K. L.) — 1960 — Laboratory maintenance of *Glossina pallidipes*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1959, 13-18.
- COCKINGS (K. L.) — 1961 — Laboratory maintenance of *Glossina pallidipes*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rept.*, 1960, 32.
- CORSON (J. F.) — 1933 — A modification of Lloyd and Johnson's method of proboscis and gland dissection in tsetse flies. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 27, 481.
- COZ (J.) — 1964 — Etude des variations de l'âge physiologique d'*A. gambiae* Giles et d'*A. mascarensis* de Meillon au cours des captures de nuit. *Bull. Soc. Path. exot.*, 55, 165-174.
- CUNNINGHAM (M. P.), HARLEY (J. M. B.) & GRAINGE (F. B.) — 1963 — The labelling of animals with specific agglutinins and the detection of these agglutinins in the blood meals of *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1961, 23-24.
- CUNNINGHAM (M. P.), KIMBER (C. D.) & BAILEY (N. M.) — 1966 — Identification of the blood meals of blood-sucking insects. *Org. Unité Afr./Cons. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 11^e réunion, Nairobi, Publ. n° 100, 121-122.
- CUNNINGHAM (M. P.), KIMBER (C. D.), BAILEY (N. M.) & HARLEY (J. M. B.) — 1967 — Identification of blood meals of blood sucking insects and their examination for trypanosomal antibodies. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 61, 146.
- CYMBOROWSKI (B.) & DUTROWSKI (A.) — 1970 — Circadian changes in protein synthesis in the neurosecretory cells of the central nervous system of *Acheta domesticus*. *J. Insect Physiol.*, 16, 341-348.

- DAME (D. A.), DEAN (G. J. W.) & FORD (J.) — 1964 — Investigations of the sterile male technique with *Glossina morsitans*. Comm. techn. Coop. Afr. S. Sahara/Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 10^e réunion, Kampala, Publ. n° 97, 93-96.
- DAME (D. A.) & FORD (H. R.) — 1966 — Effect of the chemosterilant tepa on *Glossina morsitans* Westw. *Bull. ent. Res.*, 56, 649-658.
- DANILEVSKY (A. S.), GORYSHIN (N. I.) & TYSHCHENKO (V. P.) — 1970 — Biological rhythms in terrestrial arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 15, 201-244.
- DAVIES (H.) — 1962 — Tsetse flies in Northern Nigeria. A handbook for junior control staff. Gaskiya Corp., Zaria, 211 p.
- DAVIES (H.) & BLADSDALE (P.) — 1960 — The eradication of *Glossina morsitans submorsitans* Westw. in part of a river flood plain in Northern Nigeria by chemical means. Part III. *Bull. ent. Res.*, 51, 265-270.
- DAY (M. F.) — 1943 — The function of the corpus allatum in Muscoid Diptera. *Biol. Bull.*, 84, 127-140.
- DEAN (G. J.), WILSON (F.) & WORTHAM (S.) — 1968 — Some factors affecting eclosion of *Glossina morsitans* Westw. from pupae. *Bull. ent. Res.*, 58, 367-377.
- DEKEYSER (P. L.) — 1955 — Les Mammifères de l'Afrique Noire française. Initiations Africaines, I. F. A. N., Dakar, 426 p.
- DEKEYSER (P. L.) & VILLIERS (A.) — 1954 — Essai sur le peuplement zoologique de l'Ouest africain. *Bull. I. F. A. N.*, 16, 957-970.
- DETINOVA (T. S.) — 1955 — (Age changes in the ovaries of *Hippobosca capensis*). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 5, 937-939.
- DETINOVA (T. S.) — 1963 — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les diptères présentant une importance médicale. Notamment certains vecteurs du paludisme. *Org. mond. Santé. Sér. Monogr.*, n° 47, Organisation Mondiale de la Santé, Genève, 220 p.
- DETINOVA (T. S.) — 1968 — Age structure of insect populations of medical importance. *Ann. Rev. Entomol.*, 13, 427-450.
- DIRMHIRN (I.) — 1961 — Entomological studies from a high tower in Mpanga Forest Uganda. III. Light intensity at different levels. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 113, 270-274.
- DOWDESWELL (W. H.) — 1959 — Practical animal ecology. Methuen & Co Ltd., London, 320 p.
- DOWNES (J. A.) — 1969 — The swarming and mating flight of Diptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 14, 271-298.
- DUFOUR (L.) — 1845 — Etudes anatomiques et physiologiques sur les insectes Diptères de la famille des Pupipares. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 3^e série, t. III, 49-95.
- DUKE (H. L.) — 1919 — Some observations on the bionomics of *Glossina palpalis* on the Islands of Victoria Nyanza. *Bull. ent. Res.*, 9, 263-270.
- DUKE (H. L.) — 1935 — A note on the behaviour of baboon and monitor blood in tsetse flies. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 29, 207-209.
- EVENS (F.) — 1964 — L'élevage des glossines. *Bull. Org. mond. Santé*, 31, 521-525.
- EWING (A. W.) & MANNING (A.) — 1967 — The evolution and genetics of insect behaviour. *Ann. Rev. Entomol.*, 12, 471-494.
- FAIRBAIRN (H.) & CULWICK (A. T.) — 1950 — Some climatic factors influencing populations of *Glossina swynnertoni*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 44, 27-33.
- FINELLE (P.) & LACOTTE (R.) — 1966 — Essai d'élevage de *Glossina fusca* en République Centrafricaine. Org. unité Afr. / Cons. Int. Rech. Tryp., 11^e réunion, Nairobi, Publ. n° 100, 123-126.
- FINLAYSON (L. H.) — 1967 — Behaviour and regulation of puparium formation in the larva of the tsetse fly *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank in relation of humidity, light and mechanical stimuli. *Bull. ent. Res.*, 57, 301-313.

- FISKE (W. F.) — 1920 — Investigations into the bionomics of *G. palpalis*. *Bull. ent. Res.*, 10, 347-463.
- FORBES BROWN (A. A.) — 1938 — Trypanosomiasis *gambiensis*. Some observations in Uganda and their bearing on prophylaxis *J. trop. Med. Hyg.*, 41, 200-207, 220-222, 234-237, 247-251, 265-270, 281-286, 296-301.
- FORD (J.) — 1960 — The advance of *Glossina morsitans* and *Glossina pallidipes* into the Sabi and Lundi river bassins, Southern Rhodesia. Comm. Tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 8^e réunion, Jos, Publ. n° 62, 219-229.
- FORD (J.) — 1962 — Microclimates of tsetse fly resting sites in the Zambesi Valley Southern Rhodesia. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 9^e réunion, Conakry, Publ. n° 88, 165-170.
- FORD (J.) — 1963 — The distribution of the vectors of African pathogenic trypanosomes. *Bull. Org. mond. Santé*, 28, 653-669.
- FORD (J.), GLASGOW (J. P.), JOHNS (D. L.) & WELCH (J. R.) — 1959 — Transect Fly-round in field studies of *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 50, 275-285.
- FOSTER (R.) — 1963 *a* — Infestation of *Glossina palpalis* R. - D. 1830 (Diptera) by larval *Mermithidae* Braun 1883 (Nematoda) in West Africa, with some comments on the Parasitization of man by the worms. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 57, 347-358.
- FOSTER (R.) — 1963 *b* — Infection of *Glossina* spp. Wiedemann 1830 (Diptera) and domestic stock with *Trypanosoma* spp. Gruby 1843 (Protozoa) in Liberia. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 57, 383-396.
- FOSTER (R.) — 1963 *c* — Contributions to the epidemiology of human sleeping sickness in Liberia. Bionomics of the vector *G. palpalis* R. - D. in a savannah habitat in a focus of the disease. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 57, 465-475.
- FOSTER (R.) — 1964 — Contributions to the epidemiology of human sleeping sickness in Liberia : Bionomics of the vector *Glossina palpalis* (R.-D.) in a forest habitat. *Bull. ent. Res.*, 54, 727-744.
- FREW (J. G. H.) — 1929 — Report on the tsetse fly survey of Sierra Leone. September 1927 — February 1929. Freetown, Sierra Leone. *Rept. Land Forestry Dept., Sierra Leone for 1927*, 21.
- FRINGS (H.) & FRINGS (M.) — 1958 — Uses of sounds by insects. *Ann. Rep. Entomol.*, 3, 87-106.
- FUKUDA (S.) — 1944 — The hormonal mechanism of larval molting and metamorphosis in the silkworm. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ.*, 6, (4), 477-537.
- GASCHEN (H.) — 1944 *a* — La répartition des tsétsés en fonction du climat. *Bull. Soc. Path. exot.*, 37, 172-175.
- GASCHEN (H.) — 1944 *b* — L'utilité du climogramme pour l'étude de la biologie des tsétsés. *Bull. Soc. Path. exot.*, 37, 176-180.
- GASCHEN (H.) — 1944 *c* — Variations saisonnières des tsétsés. *Bull. Soc. Path. exot.*, 37, 250-253.
- GASCHEN (H.) — 1945 — Les glossines de l'Afrique Occidentale française. *Acta tropica*, Suppl. 2, 131 p.
- GEIGER (R.) — 1942 — Das Klima der Bodennahen Luftschicht. Brunswick. — 1957 — Révision et traduction en anglais : The climate near the ground. Harvard Univ. Press.
- GEIGY (R.) — 1946 — Beobachtungen an einer Zucht von *Glossina palpalis*. *Verhandlungen d. Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft*, Zurich, 155-158.
- GEIGY (R.) — 1948 — Elevage de *Glossina palpalis*. *Acta tropica*, 5, 201-218.
- GEIGY (R.) & HUBER (M.) — 1952 — Untersuchungen über Bau und Funktion des Stigmen bei verschiedenen *Glossina*-Arten und bei *Stomoxys calcitrans*. *Acta tropica*, 9, 233-263.
- GEIGY (R.), HUBER (M.), VEINMAN (D.) & WYATT (G. R.) — 1959 — Demonstration of trehalose in the vector of african Trypanosomiasis : The tsetse fly. *Acta tropica*, 16, 255-262.

- GÉRARDIN (B.) — 1963 — Le développement de la Haute-Volta. *Cah. Inst. Sc. Econ. Appl.*, Série F, n° 19, suppl. n° 142, 207 p.
- GIBBINS (E. G.) — 1941 — Studies on the bionomics, control and natural infectivity of the riverine *Glossina palpalis* subspecies *fuscipes* Newst. in the West Nile district of Uganda. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 35, 195-220.
- GLASGOW (J. P.) — 1953 — The extermination of animal population by artificial predation and the estimation of populations. *J. anim. Ecol.*, 22, 32-46.
- GLASGOW (J. P.) — 1961 a — Seasonal changes in the breeding places of *Glossina morsitans* Westwood. *Acta tropica*, 18, 252-254.
- GLASGOW (J. P.) — 1961 b — The variability of fly-round catches in field studies of *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 51, 781-788.
- GLASGOW (J. P.) — 1961 c — Seasonal variations in size and colour and daily changes in the distribution of *Glossina pallidipes* Aust. in the South Busoga forest Uganda. *Bull. ent. Res.*, 52, 647-666.
- GLASGOW (J. P.) — 1961 d — The feeding habits of *Glossina swynnertoni* Austen. *J. anim. Ecol.*, 30, 77-85.
- GLASGOW (J. P.) — 1961 e — Selection for size in Tsetse Flies. *J. anim. Ecol.*, 30, 87-94.
- GLASGOW (J. P.) — 1963 — The distribution and abundance of tsetse. *Int. Ser. Monogr. pure appl. Biol. Div. Zool.*, 20, Pergamon Pr., Oxford, 241 p.
- GLASGOW (J. P.) — 1967 — Recent fundamental work on tsetse flies. *Ann. Rev. Entomol.*, 12, 421-438.
- GLASGOW (J. P.) & BURSELL (E.) — 1961 — Seasonal variations in the fat content and size of *Glossina swynnertoni* Austen. *Bull. ent. Res.*, 51, 705-713.
- GLASGOW (J. P.) & DUFFY (B. J.) — 1947 — The extermination of *Glossina palpalis fuscipes* Newstead, by hand catching. *Bull. ent. Res.*, 38, 465-477.
- GLASGOW (J. P.) & DUFFY (D. J.) — 1961 — Traps in field studies of *Glossina pallidipes* Austen. *Bull. ent. Res.*, 52, 795-814.
- GLASGOW (J. P.) & GLASGOW (S.) — 1962 — Histology of the growth of flight muscles in *Glossina*. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 37, 35-36.
- GLASGOW (J. P.) & WELCH (J. R.) — 1962 — Long term fluctuations in numbers of Tsetse fly *Glossina swynnertoni* Austen. *Bull. ent. Res.*, 53, 129-137.
- GLASGOW (J. P.) & WILSON (F.) — 1953 — A census of the tsetse fly *Glossina pallidipes* Austen of its hosts animals. *J. anim. Ecol.*, 22, 47-56.
- GORDON (R. M.) & DAVEY (T. H.) — 1930 — An account of trypanosomiasis at the Cape Light-house Peninsula, Sierra Leone. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 24, 289-318.
- GOINY (H. H.) — 1967 — Man-activated mobile bait trap for tsetse control and standardized density assessments of vector populations. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 61, 455-456.
- GOUDGE (T. A.) — 1961 — The ascent of life. Allen and Unwin, London.
- GRISOLLET (H.), GUILMET (B.) & ARLERY (R.) — 1962 — Climatologie, méthodes et pratiques. Gauthier-Villars et Cie, Paris, 401 p.
- GRJEBINE (A.), EYQUEM (A.) & FINE (J.) — 1954 — Utilisation des hémagglutinines pour l'identification de l'origine spécifique des hématies ingérées par les moustiques hématophages. *Ann. Inst. Pasteur*, 86, 741-751.
- GRUVEL (J.) & BALIS (J.) — 1964 — Notes sur la présence de *Thyridanthrax argentifrons* Austen (Dipt. Bombyliidae) parasite des pupes de *Glossina tachinoides* W. dans la région du Bas-Chari, environs de Fort-Lamy. *Rev. Elev. Med. vét. Pays trop.*, 17, 567-569.
- HAGAN (H. R.) — 1951 — Embryology of the viviparous insects. The Ronald Press CO, New-York, 472 p.
- HAMON (J.), CHAUVET (G.) & THELIN (L.) — 1961 — Observation sur les méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des femelles d'Anophèles. *Bull. Org. mond. Santé*, 24, 437-443.

- HAMON (J.), GRJEBINE (A.), ADAM (J. P.), CHAUVET (G.), COZ (J.) & GRUCHET (H.) — 1961 — Méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques. *Bull. Soc. entom. Fr.*, 66, 137-161.
- HARDENBERG (G. D. F.) — 1929 — Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen. *Zool. Jahrbücher*, Band 50, 497-570.
- HARING (A.) — 1968 — Spermatogenesis in *Glossina austeni*. M. Sc. Thesis, University of Salford.
- HARING (A.) & MACFRASER (D.) — 1968 — Spermatogenesis of *Glossina austeni*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 62, 125.
- HARKER (J. E.) — 1961 — Diurnal rhythms. *Ann. Rev. Entomol.*, 6, 131-162.
- HARLEY (J. M. B.) — 1963 *a* — The attack of *G. pallidipes* and *Stomoxys* on cattle of different colours. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, January-December 1961, 34-35.
- HARLEY (J. M. B.) — 1963 *b* — The attack of *Glossina* and Tabanids on cattle of differing colour and size. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1963, 29-30.
- HARLEY (J. M. B.) — 1965 *a* — Activity cycles of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. *Bull. ent. Res.*, 56, 141-160.
- HARLEY (J. M. B.) — 1965 *b* — *Glossina* breeding under semi-natural conditions in an outdoor cage at Lugala. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1965, 44-45.
- HARLEY (J. M. B.) — 1966 *a* — Seasonal and diurnal variations in physiological age and trypanosome infections of female of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. *Bull. ent. Res.*, 56, 595-614.
- HARLEY (J. M. B.) — 1966 *b* — Studies on age and trypanosome infection rate in female of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 57, 23-37.
- HARLEY (J. M. B.) — 1966 *c* — Some observations on age and infection rate of *Glossina*. *Org. Unité Afr. / Cons. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 11^e réunion, Nairobi, Publ. n° 100, 111-113.
- HARLEY (J. M. B.) — 1967 *a* — Further studies on age and trypanosome infection rates in *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 57, 459-477.
- HARLEY (J. M. B.) — 1967 *b* — Catches of *Glossina* and Tabanids in heated traps. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1966, 47.
- HARLEY (J. M. B.) — 1967 *c* — The influence of sampling method on the trypanosome infection rates of catches of *Glossina pallidipes* and *G. fuscipes*. *Ent. exp. & appl.*, 10, 240-252.
- HARLEY (J. M. B.) — 1968 — The influence of temperature on reproduction and development in four species of *Glossina* (Diptera : Muscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 43, 170-177.
- HARRIS (R. H. T. P.) — 1930 — Report on the trapping of tsetse flies. Pietermaritzburg.
- HARRIS (R. H. T. P.) — 1932 — Some facts and figures regarding the attempted control of *Glossina pallidipes* in Zululand. *S. Afr. J. Sc.*, 29, 495-507.
- HARRISON (H.) — 1936 — The Shinyanga game experiment : a new of the early observation. *J. anim. Ecol.*, 5, 271-293.
- HEGH (E.) — 1929 — Les tsétsés. Imprimerie industrielle et financière, Ministère des Colonies, Bruxelles, 742 p.
- HENSHAW (R. E.), LAUGHLIN (D. E.) & WILCOX (A.) — 1962 — Accurate measurement of relative humidity in field biology. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 69, 522-528.
- HIERNAUX (C. R.) — 1955 — Sur un nouvel indice climatique d'humidité proposé pour l'Afrique occidentale. *Bull. I. F. A. N.*, 17, 1-6.
- HIGHNAM (K. C.) — 1962 — Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. micr. Sci.*, 103, 57-72.

- HOCKING (K. S.), PARR (H. C. M.), YEO (D.) & ANSTEY (D.) — 1953 — Aircraft application of insecticides in East Africa. VI. The application of coarse aerosols in savannah woodland containing the Tsetse flies *Glossina morsitans* and *G. swynnertoni*. *Bull. ent. Res.*, 44, 627-640.
- HOCKING (K. S.), YEO (D.) & ANSTEY (D. G.) — 1954 — Aircraft applications of insecticides in East Africa. VI — Applications of a coarse aerosol containing DDT to control the tsetse flies *Glossina morsitans* Westw., *Glossina swynnertoni* Aust. and *Glossina pallidipes* Aust. *Bull. ent. Res.*, 45, 585-605.
- HODGES (A. D. P.) — 1909 — Observations relating to the transmission of Sleeping Sickness in Uganda ; the distribution and bionomics of *Glossina palpalis* and to clearing measures. Sleeping Sickness Bur., London.
- HOFFMANN (R. von) — 1954 — Zur Fortpflanzungsbiologie und zur intrauterinen Entwicklung von *Glossina palpalis*. *Acta tropica*, 11, 1-57.
- HOLLING (C. S.) — 1961 — Principles of insect predation. *Ann. Rev. Entomol.*, 6, 163-182.
- HUTCHINSON (M. P.), BARRY (A.) & BRENGUES (J. R. J.) — 1964 — Rapport de la mission C. C. T. A. sur la trypanosomiase dans les territoires Kissis et dans les régions frontalières limitrophes, en Guinée, Sierra Leone et Liberia. *Com. Coop. Tech. Afr. S. Sahara*, Bobo-Dioulasso, 113 p., multigr.
- HUXLEY (J. S.) — 1932 — Problems of relative growth. Methuen & Co, London.
- HUXLEY (J.) — 1942 — Evolution. The modern Synthesis. Allen & Unwin, London, 645 p.
- ISHERWOOD (F.) — 1957 — The resting sites of *Glossina swynnertoni* Aust. in the wet season. *Bull. ent. Res.*, 48, 601-606.
- ISHERWOOD (F.) 1958 — Biology of *G. fuscipleuris*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1956 — December 1957, 71-72.
- ISHERWOOD (F.) & DUFFY (B. J.) — 1958 — Resting habit of *Glossina* spp. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1956 — December 1957, 52-53.
- ITARD (J.) — 1968 a — Enquête entomologique dans la région des savanes (République du Togo). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 21, 375-385.
- ITARD (J.) — 1968 b — Stérilisation des mâles de *Glossina tachinoides* Westw. par irradiation aux rayons gamma. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 21, 479-491.
- ITARD (J.) — 1970 — L'appareil reproducteur mâle des glossines (Diptera - Muscidae). Les étapes de sa formation chez la puppe. La spermatogénèse. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 23, 57-81.
- ITARD (J.) & MAILLOT (L.) — 1965 — Elevage, en France, de *Glossina morsitans morsitans* West. et *G. tachinoides* West. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 261, 5626-5628.
- ITARD (J.) & MAILLOT (L.) — 1966 — Notes sur un élevage de glossines (Diptera-Muscidae) entrepris à partir de pupes expédiées d'Afrique à Maisons-Alfort. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 19, 29-44.
- ITARD (J.), MAILLOT (L.), BRUNET (J.) & GIRET (M.) — 1968 — Observations sur un élevage de *Glossina morsitans* West. après adoption du lapin comme animal hôte. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 21, 387-403.
- ITO (H.) — 1918 — Glandular nature of the corpora allata of the Lepidoptera. *Bull. Imp. Tokyo Sericult. Coll.* 1, 63-103.
- JACK (R. W.) — 1939 — Studies in the physiology and behaviour of *Glossina morsitans morsitans* Westwood. *Mem. Dep. Agric. Rhodesia*, 1, 203 p.
- JACK (R. W.) — 1941 — Notes on the behaviour of *Glossina pallidipes* and *G. brevipalpis* and some comparisons with *G. morsitans*. *Bull. ent. Res.*, 31, 407-430.
- JACK (R. W.) & WILLIAMS (W. L.) — 1937 — The effect of temperature on the reaction of *Glossina morsitans* Westw. to light. A preliminary note. *Bull. ent. Res.*, 28, 499-503.

- JACKSON (C. H. N.) — 1930 — Contribution to the bionomics of *Glossina morsitans*. *Bull. ent. Res.*, 21, 491-527.
- JACKSON (C. H. N.) — 1933 *a* — The causes and implications of hunger in tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 24, 443-482.
- JACKSON (C. H. N.) — 1933 *b* — On the true density of tsetse flies. *J. anim. Ecol.*, 2, 204-209.
- JACKSON (C. H. N.) — 1933 *c* — On a method of marking tsetse flies. *J. anim. Ecol.*, 2, 289-290.
- JACKSON (C. H. N.) — 1937 — Some new methods in the study of *Glossina morsitans*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1936, 811-896.
- JACKSON (C. H. N.) — 1939 — The analysis of an animal population. *J. anim. Ecol.*, 8, 238-246.
- JACKSON (C. H. N.) — 1940 — The analysis of a Tsetse-fly population. *Ann. Eugen. Camb.*, 10, 332-369.
- JACKSON (C. H. N.) — 1941 — The economy of a tsetse population. *Bull. ent. Res.*, 32, 53-55.
- JACKSON (C. H. N.) — 1944 — The analysis of a Tsetse-fly population. II. *Ann. Eugen. Camb.*, 12, 176-205.
- JACKSON (C. H. N.) — 1945 — Comparative studies on the habitat requirements of tsetse fly species. *J. anim. Ecol.*, 14, 46-51.
- JACKSON (C. H. N.) — 1946 — An artificially isolated generation of tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 37, 291-299.
- JACKSON (C. H. N.) — 1948 *a* — The analysis of a Tsetse-fly population. *Ann. Eugen. Camb.*, 14, 91-108.
- JACKSON (C. H. N.) — 1948 *b* — Some further isolated generations of tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 39, 441-451.
- JACKSON (C. H. N.) — 1948 *c* — The eclosion of tsetse (*Glossina*) larvae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 23, 36-38.
- JACKSON (C. H. N.) — 1949 — The biology of tsetse flies. *Biol. Rev.*, 24, 174-199.
- JACKSON (C. H. N.) — 1950 — Wet season fraying of wings of Tsetse-flies, *Glossina morsitans*. *Bull. ent. Res.*, 41, 159-160.
- JACKSON (C. H. N.) — 1952 — Tsetse research. *E. African Tsetse and Tryp. Res. and Reclamation Org. Ann. Rep.* 1951, 9-23.
- JACKSON (C. H. N.) — 1953 — A mixed population of *Glossina morsitans* and *Glossina swynertoni*. *J. anim. Ecol.*, 22, 78-86.
- JACKSON (C. H. N.) — 1955 — The pattern of *Glossina morsitans* communities. *Bull. ent. Res.*, 46, 517-530.
- JACKSON (C. H. N.) & VANDERPLANK (F. L.) — 1941 — Diameters of mammalian erythrocytes. *Proc. zool. Soc. Lond.*, (A), 112, 57-60.
- JACKSON (J. E.) & SLATER (C. H. W.) — 1967 — An integrating photometer for outdoor use. *J. appl. Ecol.*, 4, 421-424.
- JACKSON (P. J.) & PHELPS (R. J.) — 1967 — Temperature regime in pupation sites of *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank (Diptera). *Rhodesia Zambia Malawi J. agric. Res.*, 5, 249-260.
- JAEGER (P.) & ADAM (J.) — 1956 — Contribution à l'étude des forêts reliques du Soudan occidental. *Bull. I. F. A. N.*, 18, 993-1053.
- JANDER (R.) — 1963 — Insect orientation. *Ann. Rev. Entomol.*, 8, 95-114.
- JEWELL (G. R.) — 1956 — Marking of tsetse flies for their detection at night. *Nature. London*, 178, 750.
- JEWELL (G. R.) — 1958 *a* — The marking of *Glossina* for their detection at night. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1956 — December 1957, 48.
- JEWELL (G. R.) — 1958 *b* — Quantitative studies of the breeding places of *G. morsitans*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1956-57, 58-59.

- JEWELL (G. R.) — 1958 c — Marking of tsetse flies for their detection at night. *Nature, London*, 181, 1354.
- JOHNS (D. L.) — 1958 — Estimation of *Glossina* populations. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1956-57, 46-47.
- JOHNSON (C. G.) — 1966 — A functional system of adaptative dispersal by flight. *Ann. Rev. Entomol.*, 11, 233-260.
- JOHNSON (C. G.) — 1969 — Migration and dispersal of insects by flight. Methuen & Co Ltd., London, 763 p.
- JOHNSON (W. B.) & LLOYD (LL.) — 1923 — First report of the Tsetse-fly investigation in the Northern Provinces of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 13, 373-396.
- JOHNSON (W. B.) & RAWSON (P. H.) — 1927 — Use of the precipitin test to determine the food supply of tsetse flies ; a preliminary note. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 21, 135-149.
- JORDAN (A. M.) — 1958 — The mating behaviour of female of *Glossina palpalis* (R.-D.) in captivity. *Bull. ent. Res.*, 49, 35-43.
- JORDAN (A. M.) — 1962 — The pregnancy rate in *Glossina palpalis* (R.-D.) in Southern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 53, 387-393.
- JORDAN (A. M.) — 1964 — Long-term fluctuations in numbers of a population of *Glossina palpalis palpalis* (R.-D.). Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 10^e réunion, Kampala, Publ. n° 97, 85-90.
- JORDAN (A. M.) — 1965 — The status of *Glossina fusca* Walter (Diptera-Muscidae) in West Africa. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 59, 219-225.
- JORDAN (A. M.) & CURTIS (C. F.) — 1968 — Productivity of *Glossina austeni* Newst. maintained on lop-eared rabbits. *Bull. ent. Res.*, 58, 399-410.
- JORDAN (A. M.), NASH (T. A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1966 — The large - scale rearing of *Glossina austeni* (Newst.) in the laboratory. II. The use of calves as hosts on seven days of the week. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 60, 461-468.
- JORDAN (A. M.), NASH (T. A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1967 — The rearing of *Glossina austeni* Newst. with lop-eared rabbits as hosts. I. Efficacy of the method. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 61, 182-188.
- JORDAN (A. M.), NASH (T. A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1968 — The rearing of *Glossina austeni* Newst. with lop-eared rabbits as hosts. II. Rearing in an incubator. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 62, 331-335.
- JORDAN (A. M.), NASH (T. A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1969 — Pupal weight in relation to female age in *Glossina austeni* Newst. *Bull. ent. Res.*, 58, 549-551.
- KEY (R. W. J.) — 1953 — An outline of Nigerian vegetation. Govt. Printer. Lagos, 55 p.
- KEY (R. W. J.) — 1959 — Carte de la végétation de l'Afrique au sud du tropique du Cancer. Notice explicative. Oxford University Press, 24 p.
- KEY (R. W. J.) — An example of Northern Guinea zone vegetation in Nigeria. *Nig. For. Inf. Bull.* (N. S.), 1, 46 p.
- KENDALL (M. G.) — 1962 — Bank correlation methods. 2th ed. Griffin, London, 199 p.
- KERMACK (K. A.) & HALDANE (J. B. S.) — 1950 — Organic correlation and allometry. *Biometrika*, 37, 30-41.
- KERNAGHAN (R. J.) & NASH (T. A. M.) — 1961 — A technique for the dispatch of pupae of *Glossina* and other insects by air from the tropics. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58, 355-358.
- KIMBER (C. D.) & HARLEY (J. M. B.) — 1965 — A fibrin membrane for feeding *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1963 — December 1964, 45.
- KIRKPATRICK (T. W.) — 1965 — Studies on the ecology of Coffee plantations in East Africa. I. The climate and eco-climate of Coffee plantation. Amani.

- KLINGER (J.) — 1958 — Die Bedeutung der Kohlendioxyd-Ausscheidung der Wurzeln für die Orientierung der Larven von *Otiorrhynchus sulcatus* F. und anderer bodenbewohnender phytophager Insektenarten. *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, 31, 205-269.
- KNIGHT (R. H.) & SOUTON (H. A. W.) — 1963 — A method for marking haematophagous insect during the act of feeding. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1962-63, 30-31.
- KOJEVNIKOV (G. A.) — 1905 — (Observations sur l'histoire naturelle de l'abeille mellifère. Le polymorphisme de l'abeille et d'autres insectes.) *Izv. imp. Obsc. Ijubit. estest. Antropol. Etnograf.*, 99, 2.
- KRAMPTZ (H. E.) & PERSOONS (C.) — 1967 — Ectoparasitic Mites on Tsetse Flies. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1966, 55.
- KUZINA (O. S.) — 1950 — (Observations parasitologiques et écologiques comparées sur les taons (*Stomoxys calcitrans*, *Haematobia stimulans* et *Hyperosia irritans*)). In : (Ectoparasites : faune, biologie et importance pratique), Maison d'édition de la Société moscovite des Naturalistes, Publication n° 2, 139.
- LAMBORN (W. A.) — 1915 — A preliminary report on the problem of controlling *Glossina* in Nyassaland. *Bull. ent. Res.*, 6, 59-65.
- LAMBORN (W. A.) — 1916 — Third report on *Glossina* investigations in Nyassaland. *Bull. ent. Res.*, 7, 29-50.
- LAMOTTE (M.) — 1957 — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, Paris, 144 p.
- LAMPREY (H. F.), GLASGOW (J. P.), LEE-JONES, FRANCES & WEITZ (B. A.) — 1962 — A simultaneous census of the potential and actual food sources of the Tsetse Fly *Glossina swynertoni* Austen. *J. anim. Ecol.*, 31, 151-156.
- LANGLEY (P. A.) — 1966 a — The effect of environment and host type on the rate of digestion in the tsetse fly *Glossina morsitans* Westw. *Bull. ent. Res.*, 57, 39-48.
- LANGLEY (P. A.) — 1966 b — The control of digestion in the tsetse fly, *Glossina morsitans*. Enzyme activity in relation to the size and nature of the meal. *J. Insect Physiol.*, 12, 439-448.
- LANGLEY (P. A.) — 1967 a — The control of digestion in the tsetse fly, *Glossina morsitans* : A comparison between field flies and flies reared in captivity. *J. Insect Physiol.*, 13, 477-486.
- LANGLEY (P. A.) — 1967 b — Digestion in the tsetse fly *Glossina morsitans* Westw. : the effect of feeding field-caught flies on guineapigs in the laboratory. *Bull. ent. Res.*, 57, 447-450.
- LANGLEY (P. A.) — 1967 c — Experimental evidence for a hormonal control of digestion in the tsetse fly, *Glossina morsitans* Westwood : a study of the larva, pupa, and teneral adult fly. *J. Insect Physiol.*, 13, 1921-1931.
- LANGLEY (P. A.) — 1967 d — Effect of ligaturing on puparium formation in the larvae of Tsetse Fly, *Glossina morsitans* Westwood. *Nature*, London, 214, 389-390.
- LANGLEY (P. A.) & MALY (H.) — 1969 — Membrane feeding technique for Tsetse Flies (*Glossina* spp.). *Nature*. London, 221, 855-856.
- LANGRIDGE (W. P.) — 1960 — Scent attractants for tsetse flies. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 8^e réunion, Jos, Publ. n° 62, 235-241.
- LANGRIDGE (W. P.) — 1964 — The use of sound as a tsetse attractant. In : Kenya, Veterinary Department, Department Report, Tsetse Survey and Control Division, Nairobi.
- LE BERRE (R.) — 1966 — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. ORSTOM*, n° 17, 206 p.
- LE BERRE (R.) & ITARD (J.) — 1960 — Validité des sous-espèces *Glossina fusca fusca* Walker, 1879 et *Glossina fusca congolensis* Newstead et Evans, 1921. (Diptera, Muscidae). *Bull. Soc. Path. exot.*, 53, 542-550.

- LE ROUZIC (J.) — 1948 — La prophylaxie agronomique. Un moyen de lutte pour l'assainissement des régions infestées. *Bull. Med. Afr. Oc. Fr.*, 5, 117-122.
- LESTER (H. M. O.) — 1932 — Report on the tsetse investigation. *Rep. med. Hlth. Serv. Nigeria* 1933, 74-83.
- LESTER (H. M. O.) & LLOYD (L.) — 1928 — Notes on the process of digestion in tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 19, 39-60.
- LEUCKART (R.) — 1958 — Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Halle*, 4 Band, 4-82.
- LEWILLON (R.) — 1945 — Le piégeage expérimental de *Glossina palpalis* à la mission médicale du Kwango. *Rec. Trav. Sci. méd. Congo belge*, 4, 45-57.
- LEWIS (D. J.) — 1934 — The behaviour of the larvae of tsetse flies before pupation. *Bull. ent. Res.*, 25, 195-199.
- LEWIS (D. J.) — 1950 — Notes on tsetse flies in the Anglo-Egyptian Sudan. *Sudan Notes and Records*, 32, 96-105.
- LEWIS (E. A.) — 1950 a — Tsetse flies carried by railway trains in Kenya colony. *Bull. ent. Res.*, 40, 511-531.
- LEWIS (E. A.) — 1950 b — Tsetse reclamation. *E. African Tsetse and Tryp. Res. and Reclamation Org. Ann. Rep.*, 1949, 36-56.
- LEWIS (E. A.) — Tsetse reclamation. *E. African Tsetse and Tryp. Res. and Reclamation Org. Ann. Rep.* 1951, 26-56.
- Light as an ecological factor. A symposium of the British Ecological Society, Cambridge 30th March — 1 April 1965. Edited by Richard BAINBRIDGE, C. Clifford EVANS and Oliver RACKLAM. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 452 p.
- LINCOLN (F. C.) — 1930 — Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *Circ. U. S. Dept. Agric.*, 118, 1-4.
- LLOYD (LL.) — 1912 — Notes on *Glossina morsitans* Westw, in the Luangwa valley Northern Rhodesia. *Bull. ent. Res.*, 3, 233-239.
- LLOYD (LL.) — 1916 — Report on the investigation into the bionomics of *Glossina morsitans* in northern Rhodesia, 1915. *Bull. ent. Res.*, 7, 67-79.
- LLOYD (LL.) & JOHNSON (W. B.) — 1924 — The trypanosome infections of tsetse flies in Northern Nigeria and a new method of estimation. *Bull. ent. Res.*, 14, 265-288.
- LLOYD (LL.), JOHNSON (W. B.) & RAWSON (P. H.) — 1927 — Experiments in the control of tsetse-fly. (Report of the tsetse fly investigators in Northern Nigeria). *Bull. ent. Res.*, 17, 423-455.
- LUCASSE (C.) — 1961 — Electrophoretic studies on blood meals of tsetse flies. *Ann. Rep. Res. Actipi. Liberian Inst. amer. Found. trop. Med.*, 49-50.
- LUMSDEN (W. H. R.) & SAUNDERS (D. S.) — 1966 — Section A. Animal parasites and haemaphysagous Arthropods. Chapter II. Tsetse flies. In : Insect colonisation and mass production. Carroll B. Smith. Academic Press, New York and London, 153-174.
- MACDONALD (W. A.) — 1960 — Nocturnal detection of tsetse flies in Nigeria with ultra-violet light. *Nature*, London, 185, 867-868.
- MACFADYEN (A.) — 1957 — Animal ecology. Aims and methods. Pitman, London, 264 p.
- MACFIE (J. W. S.) — 1912 — Experiments and observations upon *Glossina palpalis*. *Bull. ent. Res.*, 3, 61-72.
- MACHADO (A. de Barros) — 1954 — Révision systématique des glossines du groupe *palpalis* (Diptera). Museo do Dundo. Subsídios para o estudo da biologia na Lunda. *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 22, 189 p.
- MACHADO (A. de Barros) — 1959 — Nouvelles contributions à l'étude systématique et biogéographique des Glossines (Diptera). *Publ. cult. Co. Diam. Angola*, 25, 13-90.

- MACHADO (A. de Barros) — 1962 *a* — Différents facteurs impliqués dans l'avance de la mouche tsé-tsé. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp. 9^e réunion, Conakry, Publ. n° 88, 145-151.
- MACHADO (A. de Barros) — 1962 *b* — L'avance de la mouche tsé-tsé dans le sud-est africain et dans la région de Caprivi. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 9^e réunion, Conakry, Publ. n° 88, 127-133.
- MACHADO (A. de Barros) — 1964 — 13. Diptera-Glossinidae. (Mission de Zoologie médicale au Maliema, Congo, Léopoldville, 1959). *Ann. Mus. roy. Afr. Centr., Sci. Zool.*, 132, 249-264.
- MACLENNAN (K. J. R.) — 1958 — The distribution and significance of *Glossina morsitans submorsitans* in Northern Nigeria. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 8^e réunion, Bruxelles, Publ. n° 41, 357-365.
- MACLENNAN (K. J. R.) — 1962 — Entomological investigations. In : Tsetse and Trypanosomiasis Unit Annual Report 1962-1963. Ministry of Animal and Forest Resources, Northern Nigeria, 17 p., multigr.
- MAHOOD (A. R.) — 1962 — A note on the ecology of *Glossina morsitans submorsitans* Newst. in the Guinea savannah zone of Northern Nigeria. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 9^e réunion, Conakry, Publ. n° 88, 181-185.
- MAILLOT (L.) — 1960 — Carte de répartition des glossines dans les états de l'ancienne Fédération d'Afrique Equatoriale française. ORSTOM, Paris.
- MALDONADO — 1910 — (English abstract of portuguese texts of 1906 and 1909). *Bull. sleep. Sick. Bur.*, 2, 26.
- MARCHOUX (E.), SALIMBENI (A.) & SIMON (P. L.) — 1903 — La fièvre jaune. Rapport de la mission française. *Ann. Inst. Pasteur*, Paris, 17, 665.
- MAURIN — 1959 — Les climats terrestres. In : La terre. Encyclopédie de la Pléiade, Gallimard, Paris, 382-412.
- MAXWELL (A. E.) — 1961 — Analysis qualitative data. Methuen, London, 163 p.
- MAYR (E.) — 1947 — Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 334 p.
- MAYR (E.) — 1963 — Animal species and evolution. Oxford University Press, London, 797 p. (2^e ed. 1965).
- MELLANBY (H.) — 1937 — Experimental work on reproduction in the tsetse fly *Glossina palpalis*. *Parasitology*, 29, 131-141.
- MELLANBY (K.) — 1936 — Experimental work with the tsetse fly *Glossina palpalis* in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 27, 611-633.
- MELLANBY (K.) — 1937 — The reproductive cycle in *Glossina morsitans* and *G. swynnertoni*. *Parasitology*, 29, 142.
- MINCHIN (E. A.) — 1905 — Report in the anatomy of the tsetse-fly (*Glossina palpalis*). *Proc. R. Soc., Sér. B*, 76, 512-531.
- MINCHIN (E. A.) — 1906 — The breeding habits of the tsetse-fly, discover of the pupae of the tsetse-fly (*Gl. palpalis*) in nature by Dr. A. G. Bagshawe. *Nature*, London, 74, 636.
- MOGGRIDGE (J. Y.) — 1936 — Some observations on the seasonal spread of *Glossina pallidipes* in Italian Somaliland with notes on *G. brevipalpis* and *G. austeni*. *Bull. ent. Res.*, 27, 449-466.
- MOGGRIDGE (J. Y.) — 1948 — Night activity of tsetse (*Glossina*) on the Kenya coast. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 23, 87-92.
- MOISER (B.) — 1912 — Notes on the haunts and habits of *Glossina tachinoides*, near Geidam, Bornu Province, Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 3, 195-202.
- MOREL (P. C.) & TOURÉ (S. M.) — 1967 — *Glossina palpalis gambiensis* Vanderplank, 1949 (Diptera) dans la région des Niayes et sur la Petite Côte (République du Sénégal). *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 20, 571-578.

- MORRIS (K. R. S.) — 1934 — The bionomics and importance of *Glossina longipalpis* Wied. in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, 26, 309-335.
- MORRIS (K. R. S.) — 1946 — The control of trypanosomiasis (of man and animals) by entomological means. *Bull. ent. Res.*, 37, 201-250.
- MORRIS (K. R. S.) — 1960 — Trapping as a means of studying the game tsetse *Glossina pallidipes* Aust. *Bull. ent. Res.*, 51, 533-557.
- MORRIS (K. R. S.) — 1961 *a* — Effectiveness of traps in tsetse surveys in the Liberian rain forest. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 10, 905-913.
- MORRIS (K. R. S.) — 1961 *b* — Problems in the assessment of tsetse populations. *Bull. ent. Res.*, 52, 239-256.
- MORRIS (K. R. S.) & MORRIS (M. G.) — 1949 — The use of traps against Tsetse in West Africa. *Bull. ent. Res.*, 39, 491-528.
- MORRIS (R. F.) — 1959 — Single factor analysis in population dynamics. *Ecology*, 40, 580-588.
- MOUCHET (J.) & GARIOU (J.) — 1966 — Notice sur la carte de répartition des glossines au Cameroun central. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd.*, 4, 83-85.
- MOUCHET (J.), GARIOU (J.) & RATEAU (J.) — 1958 — Distribution géographique de « *Glossina palpalis palpalis* » Rob.-Desv. et « *Glossina fuscipes fuscipes* » Newst. au Cameroun. *Bull. Soc. Path. exot.*, 51, 652-661.
- NAPIER — SHAW — 1929 — Conference of Empire Meteorologists Agric. Sect. Papers and Discussions : 217.
- NASH (T. A. M.) — 1930 — A contribution to our knowledge of the bionomics of *Glossina morsitans*. *Bull. ent. Res.*, 21, 201-256.
- NASH (T. A. M.) — 1931 — The relationship between *Glossina morsitans* and evaporation rate. *Bull. ent. Res.*, 22, 383-384.
- NASH (T. A. M.) — 1933 *a* — The ecology of *Glossina morsitans* Westw. and two possible methods for its destruction. *Bull. ent. Res.*, 24, 107-157.
- NASH (T. A. M.) — 1933 *b* — A statistical analysis of the climatic factors influencing the density of tsetse flies *Glossina morsitans* Westw. *J. anim. Ecol.*, 2, 197-203.
- NASH (T. A. M.) — 1935 — The effect of high maximum temperatures upon the longevity of *Glossina submorsitans* Newst. *Bull. ent. Res.*, 26, 103-113.
- NASH (T. A. M.) — 1936 *a* — The relationship between the maximum temperature and the seasonal longevity of *Glossina submorsitans* Westw. in Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 27, 273-279.
- NASH (T. A. M.) — 1936 *b* — The part played by microclimates in enabling *G. submorsitans* and *G. tachinoides* to withstand the high temperature of West african dry season. *Bull. ent. Res.*, 27, 339-345.
- NASH (T. A. M.) — 1937 — Climate the vital factor in the ecology of *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 28, 75-127.
- NASH (T. A. M.) — 1939 — The ecology of the puparium of *Glossina* in Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 30, 259-284.
- NASH (T. A. M.) — 1942 — A study of the causes leading to the seasonal evacuation of a Tsetse breeding-ground. *Bull. ent. Res.*, 32, 327-339.
- NASH (T. A. M.) — 1948 — Tsetse flies in British West Africa. Colonial Office, London, 77 p.
- NASH (T. A. M.) — 1952 — Some observations on resting tsetse fly populations and evidence that *Glossina medicorum* is a carrier of trypanosomes. *Bull. ent. Res.*, 43, 33.
- NASH (T. A. M.) — 1955 — The fertilization of *Glossina palpalis* in captivity. *Bull. ent. Res.*, 46, 357-368.
- NASH (T. A. M.) — 1963 — Progress and problems in the establishment and maintenance of laboratory colonies of tsetse flies. *Bull. Org. mond. Santé*, 28, 831-836.

- NASH (T. A. M.) — 1966 — Basic difficulties in the colonization of tsetse-flies (*Glossina*), and the desirability of using standardized laboratory strains. *Proc. Ist. Int. Congress Parasit. Roma.*, 983-984.
- NASH (T. A. M.) & DAVEY (J. T.) — 1950 — The resting habits of *Glossina medicorum*, *G. fusca* and *G. longipalpis*. *Bull. ent. Res.*, 41, 153-157.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1966 *a* — The large-scale rearing of *Glossina austeni* (Newst.) in the laboratory. III. Confirmation of the value of pregnant goats as hosts. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 60, 469-481.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1966 *b* — Effect of host pregnancy on pupal production by the tsetse fly. *Nature*, London, 212, 1581-1582.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1966 *c* — A very efficient techniques for the rearing of *Glossina austeni* on a small scale. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 60, 126-127.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1966 *d* — A promising method for rearing *Glossina austeni* (Newst.) on a small scale, based on the use of rabbits' ears for feeding. *Trans. Roy. Soc. Lond.*, 60, 183-188.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1967 *a* — A method of maintaining *Glossina austeni* Newst. *Bull. ent. Res.*, 57, 327-336.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1967 *b* — Retraction of the claim that host pregnancy affects pupal production by the tsetse fly. *Nature*, London, 216, 163-164.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1967 *c* — Progress in the rearing of the tsetse fly, *Glossina austeni*. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 61, 145.
- NASH (T. A. M.), JORDAN (A. M.) & BOYLE (J. A.) — 1968 — The large-scale rearing of *Glossina austeni* Newst. in the laboratory. IV. The final technique. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 62, 336-341.
- NASH (T. A. M.) & KERNAGHAN (J.) — 1964 *a* — The feeding of haematophagous insects on goats and sheep : Techniques for host restraint and cage application. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58, 168-170.
- NASH (T. A. M.) & KERNAGHAN (J.) — 1964 *b* — Danger of spraying wooden insect cages with melanine resins. *Nature*, London, 203, 1195.
- NASH (T. A. M.) & KERNAGHAN (R. J.) — 1965 *a* — The weight and viability of puparia of *Glossina austeni* in relation to the conditions provided for pupal development. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 59, 226-234.
- NASH (T. A. M.) & KERNAGHAN (R. J.) — 1965 *b* — A high proportion of early death among uninseminated female of *Glossina austeni* Newst. *Bull. ent. Res.*, 56, 65-66.
- NASH (T. A. M.) & KERNAGHAN (R. J.) — 1965 *c* — The function of the sternal and anal plates of female of *Glossina austeni* (Newst.) (Diptera : Muscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 40, 35-37.
- NASH (T. A. M.), KERNAGHAN (R. J.) & BOYLE (J. A.) — 1966 — The large-scale rearing of *Glossina austeni* (Newst.) in the laboratory I. The use of pregnant and non-pregnant goats as hosts. *Ann. trop. Med. & Parasit.*, 60, 39-47.
- NASH (T. A. M.), KERNAGHAN (R. J.) & WRIGHT (A. I.) — 1965 — A method for the prevention of skin reaction in goats used for feeding tsetse flies. *Glossina* spp. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 59, 88-94.
- NASH (T. A. M.) & PAGE (W. A.) — 1953 — The ecology of *Glossina palpalis* in Northern Nigeria. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 104, 71-169.
- NASH (T. A. M.), PAGE (W. A.), JORDAN (A. M.) & PETANA (W.) — 1958 — The rearing of *Glossina palpalis* in the laboratory for experimental work. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 7^e réunion, Bruxelles, Publ. n° 41, 343-350.
- NAYAR (K. K.) — 1958 — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stål. V. Pro-

- bable endocrine basis of oviposition in the female insect. *Proc. Indian Acad. Sci.*, (B), 47, 233-251.
- NEWSTEAD (R.) — 1910 — On three new species of the Genus *Glossina* together with a description of the hitherto unknown male of *Glossina grossa* Bigot. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 4, 368-375.
- NEWSTEAD (R.) — 1914 — First preliminary report on the bionomics of *Gl. morsitans*. *Rep. Sleeping Sickness Comm. Roy. Soc.*, 15, 142-157.
- NEWSTEAD (R.) & EVANS (A. M.) — 1921 — New tsetse-flies (*Glossina*) from the Belgian Congo. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 15, 95-102.
- NEWSTEAD (R.), EVANS (A. M.) & POTTS (W. H.) — 1924 — Guide to the study of tsetse flies. *Liverpool Sch. trop. Med. Memo.* n° 1, 332 p.
- NICOLLET (M. C.) — 1962 — Recherches sur les glandes annexes de l'appareil génital femelle du Mélophage du mouton (Diptère — Hippoboscidae). Mémoire présenté pour l'obtention du diplôme d'étude supérieure de Sciences Naturelles. Fac. Sci. Univ. Paris, 35 p. multigr.
- MONIDEZ (J. F.) — 1920 — The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. *Biol. Bull.*, 39, 207-230.
- NORRIS (K. R.) — 1957 — A method of marking Calliphoridae (Diptera) during emergence from the puparium. *Nature*, London, 180, 1002.
- PAGE (W. A.) — 1959 — The ecology of *Glossina palpalis* (R.-D.) in southern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 50, 617-631.
- PALAUSSI (G.) — 1959 — Contribution à l'étude géologique et hydrogéologique des formations primaires au Soudan méridional et en Haute-Volta. *Bull. Serv. Géol. Prosp. min.*, 33, 209 p.
- PARKER (A. H.) — 1956 a — Laboratory studies on the selection of the breeding-site by *Glossina palpalis*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50, 49-68.
- PARKER (A. H.) — 1956 b — Experiments on the behaviour of *Glossina palpalis* larvae, together with observations on the natural breeding-places of the species during the wet season. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50, 69-74.
- PÉGUY (C. P.) — 1961 — Précis de climatologie. Masson, Paris, 348 p.
- PERLAT (A.) & PETIT (M.) — 1961 — Mesures en météorologie. Gauthier-Villars, Paris, 393 p.
- PERRY (R. L.) — 1912 — Malaria in the Jeypore Hill tract and adjoining coast-land. *Paludism*, 5, 32.
- PERSOONS (C. J.) — 1966 — Trapping *G. pallidipes* and *G. palpalis fuscipes* in scented traps. *Org. Unité Afr. / Cons. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 11^e réunion, Nairobi, Publ. n° 100, 127-132.
- PERSOONS (C. J.) — 1967 — Trapping *G. pallidipes* and *G. fuscipes* in scented traps. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1966, 47-49.
- PETERSEN (C. G. H.) — 1918-1924 — The sea bottom and its production of food. Copenhagen.
- PETIT (J. P.) — 1968 — Hémolymphe de glossines : récolte et analyse. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 21, 493-498.
- PHELPS (R. J.) & BURROWS (P. M.) — 1969 a — Lethal temperatures for puparia of *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank. *Ent. exp. & appl.*, 12, 23-32.
- PHELPS (R. J.) & BURROWS (P. M.) — 1969 b — Puparial duration in *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank under conditions of constant temperature. *Ent. exp. & appl.*, 12, 33-43.
- PHELPS (R. J.) & BURROWS (P. M.) — 1969 c — Prediction of the pupal duration of *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank under field conditions. *J. appl. Ecol.*, 6, 328-337.
- Phytogéographie (Yangambi, 1956). C.S.A., Publ. n° 22, Com. Coop. Tech. Afr. S. Sahara, Londres, 35 p.

- FILSON (R. D.) & LEGGATE (B. M.) — 1962 — A diurnal and seasonal study of the resting behaviour of *Glossina pallidipes* Aust. *Bull. ent. Res.*, 53, 551-562.
- PINHAO (R. C.) — 1966 — Contribuição para o estudo da reprodução e ciclo evolutivo da *Glossina morsitans* West. *An. Inst. Med. trop.*, Lisboa, 33, 311-450.
- PINHAO (R. C.) — 1969 — Temperature and pupal development of *Glossina morsitans*. Criação da mosca Tsetse no laboratório e sua aplicação prática. 1^o Symposium 22 e 23 de Abril de 1969, Lisboa, 44.
- PIRES (F. A.), SILVA (J. M. da) & TELES E CUNHA (C.) — 1950 — Posição actual da tsetse na área da Sitatenga circunscrição do Mossurize. Estudo comparativo da infestação por tripanosomas patogénicos nas *G. morsitans*, *G. pallidipes*, *G. brevipalpis* e *G. austeni*. *Moçambique*, 62, 1-59.
- PITOT (A.) — 1949 — Flore et végétation. Afrique Occidentale Française, *Encycl. Col. et Marit.*, 175-196.
- POMEROY (W. T.) — 1930 — Report of the medical entomologist : Appendix C. *Gold Coast Med. & Sanit. rep.*, 121-129.
- POMEROY (A. W. J.) & MORRIS (K. R. S.) — 1932 — The Tsetse problem on the eastern cattle route in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, 23, 501-531.
- POSSOMPÈS (B.) — 1949 — Ablation fractionnée de l'anneau de Weissman chez la larve de *Calliphora erythrocephala* Meig. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 228, 1527-1529.
- POSSOMPÈS (B.) — 1955 — *Corpus allatum* et développement ovarien chez *Calliphora erythrocephala* Meig. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 241, 2001-2003.
- POSSOMPÈS (B.) — 1956 — Développement ovarien après ablation du *corpus allatum* juvénile chez *Calliphora erythrocephala* Meig. et chez *Sipyloidea sipyilus* W. (Phasmoptère). *Ann. Sci. nat., zool.*, 18, (11), 313-314.
- POSSOMPÈS (B.), CHARBONNIÈRE (J.) & RALISO (B. O.) — 1967 — Evolution des cellules neuro-sécrétrices de la *pars intercerebralis*, croissance des ovocytes et ovoviviparité chez *Sarcophaga argyrostoma* Rob.-Desv. (Dipt. Cyclorrhaphe). *Ann. Soc. ent. France*, (N. S.), 3, 593-599.
- POTTS (W. H.) — 1930 — A contribution to the study of numbers of tsetse fly (*Glossina morsitans* Westw.) by quantitative methods. *S. Afr. J. Sc.*, 27, 491-497.
- POTTS (W. H.) — 1933 — Observations on *Glossina morsitans* Westw. in East Africa. *Bull. ent. Res.*, 24, 293-300.
- POTTS (W. H.) — 1953 — Distribution of tsetse species in Africa. Compiled from information collated by W. H. Potts. Director of Colonial Surveys, London.
- POWER (R. J. E.) — 1964 — The activity pattern of *Glossina longipennis* Corti (Diptera : Muscidae). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 39, 5-14.
- PRATES (M. M.) — 1928 — La réaction des précipitines appliquée au sang contenu dans le canal alimentaire des glossines. Commission Internationale de la Ligue des Nations sur la trypanosomiase humaine, Rapport final, 183-233, Genève, éd. française.
- PRATT (H. S.) — 1899 — The anatomy of the female genital tract of the Pupipara as observed in *Melophagus ovinus*. *Zeischrit für Wissenschaft Zoologie*, Leipzig, 66 Band, 16-42.
- QUENEY — 1959 — Mouvements de l'atmosphère. In : La terre. Encyclopédie de la Pléiade, Gallimard, Paris, 243-314.
- QUENOUILLE (M. H.) — 1952 — Associated measurements. Butterworth's Scientific Publications, 242 p.
- QUENOUILLE (M. H.) — 1964 — Méthodes de calcul statistiques rapides. Dunod, Paris, 85 p.
- RAGEAU (J.) & ADAM (J. P.) — 1953 — Répartition des glossines au Cameroun français. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 6, 73-78.
- RAJAGOPAL (P. K.) & BURSSELL (E.) — 1966 — The respiratory metabolism of resting Tsetse flies. *J. Insect Physiol.*, 12, 287-297.

- RENNISON (B. D.), LUMSDEN (W. H. R.) & WEBB (C. J.) — 1958 — The use of reflecting paints for locating tsetse fly at night. *Nature*, London, 181, 1354-1355.
- RENNISON (B. D.), LUMSDEN (W. H. R.) & WEBB (C. J.) — 1959 — The resting sites of *Glossina pallidipes* at night. *E. Afr. Tryp. Res. Org. rep.*, January-December 1958, 55.
- RENNISON (B. D.) & ROBERTSON (D. H. H.) — 1959 — The use of carbon dioxide as an attractant for catching tsetse. *E. Afr. Tryp. Res. Org. rep.*, January-December 1958, 26.
- RENNISON (B. D.) & SMITH (I. M.) — 1961 — Studies of the sampling of *G. pallidipes* Aust. IV. Some aspects of the use of Morris traps. *Bull. ent. Res.*, 52, 609-619.
- RICHARD-MOLARD (J.) — 1949 — Afrique Occidentale Française. Berger-Levrault, Paris.
- RICHARDS (O. W.) — 1961 — The theoretical and practical study of natural insect populations. *Ann. Rev. Entomol.*, 6, 147-162.
- RICHARDS (O. W.) & WALOFF (N.) — 1954 — Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-Locust Bull.*, 17, 182 p.
- RICKENBACH (A.) — 1961 — Carte de répartition des glossines en Afrique occidentale d'expression française. ORSTOM, Paris.
- ROBERTY (G.) — 1952 — Les cartes de la végétation Ouest-Africaine à l'échelle du 1/1.000.000°. *Bull. I. F. A. N.*, 14, 686-694.
- ROBINEAU-DESVOIDY (J. B.) — 1830 — Essai sur les Myodaires. *Mém. Math. Phys. présent. Acad. roy. Sc. p. div. Savants, Paris*, 2, 389-390.
- ROBINSON (G. G.) — 1965 — A note on nocturnal resting sites of *Glossina morsitans* Westw. in the Republic of Zambia. *Bull. ent. Res.*, 56, 351-355.
- ROCKSTEIN (M.) — 1964-1965 — The physiology of Insecta. Academic Press, New-York and London, 3 vol., 640 + 905 + 692 p.
- RODHAIN (J.) — 1926 — Le recul de la Tsetse : *Glossina morsitans* devant l'occupation européenne au Katanga. *Bull. Soc. Path. exot.*, 19, 222-234.
- RODHAIN (J.), PONS (C.), VAN DEN BRANDEN (J.) & BEQUAERT (J.) — 1912 — Contribution au mécanisme de la transmission des trypanosomes par les glossines. *Arch. Sciifs. u. Trop. Hyg.*, 16, 732-739.
- ROUBAUD (E.) — 1909 — La *Glossina palpalis*. Sa biologie, son rôle dans l'étiologie des trypanosomiases. Thèse n° 1344, Université de Paris, Barnéoud & Cie.
- ROUBAUD (E.) — 1915 — Les zones à tsé-tsés de la Petite-Côte et du Bas-Saloum (Sénégal). *Bull. Soc. Path. exot.*, 8, 130-137.
- ROULE (L.) — 1963 — Les radioéléments en parasitologie humaine. Centre d'Etudes Nucléaires de Saclay. Service de Documentation, Série Bibliographies, n° 31, 58 p.
- ROURE (G.) — 1968 — Animaux sauvages de Haute-Volta et des pays voisins. Direction des Eaux et Forêts, Ouagadougou, 63 p. + Atlas 31 p.
- SALES (S.) & GBAGUIDI (P.) — 1969 — Compte rendu de l'enquête effectuée en zone forestière de Côte d'Ivoire : Foyer de Daloa, du 19 août au 1^{er} septembre 1969. Rapport n° 303 / Ent / Centre Muraz / O. C. C. G. E., 7 p., multigr.
- SAUNDERS (D. S.) — 1960 a — Ovaries of « *Glossina morsitans* ». *Nature*, London, 185, 121-122.
- SAUNDERS (D. S.) — 1960 b — Some records of Dipterous and Hymenopterous parasites of Tsetse fly. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond.*, (A), 35, 121-123.
- SAUNDERS (D. S.) — 1960 c — Determination of physiological age for female *Glossina morsitans*. *Nature*, London, 186, 651.
- SAUNDERS (D. S.) — 1960 d — The ovulation cycle in *Glossina morsitans* Westwood (Diptera : Muscidae) and a possible method of age determination for female tsetse flies by the examination of their ovaries. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 112, 221-238.
- SAUNDERS (D. S.) — 1961 — Studies on ovarian development in tsetse flies (« *Glossina* », Diptera). *Parasitology*, 51, 545-564.

- SAUNDERS (D. S.) — 1962 — Age determination for female Tsetse Flies and the age composition of samples of *Glossina pallidipes* Aust., *G. palpalis fuscipes* Newst. and *G. brevipalpis* Newst. *Bull. ent. Res.*, 53, 579-595.
- SAUNDERS (D. S.) — 1964 — The effect of site and sampling method on the size and composition of catches of Tsetse Flies (*Glossina*) and Tabanidae (Diptera). *Bull. ent. Res.*, 55, 483-497.
- SAUNDERS (D. S.) — 1967 — Survival and reproduction in a natural population of the tsetse fly, *Glossina palpalis palpalis* (Robineau-Desvoidy). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 42, 129-137.
- SCHMITT (J. B.) — 1962 — The comparative anatomy of the insect nervous system. *Ann. Rev. Entomol.*, 7, 137-156.
- SCHNEIDER (F.) — 1962 — Dispersal and migration. *Ann. Rev. Entomol.*, 7, 223-242.
- SCHNELL (R.) — 1948 — Quelques faits pour une esquisse biogéographique de la forêt dense ouest-africaine. *C. R. Somm. Soc. Biogéogr.*, 25, (214), 34-38.
- SCHWARTZ (D.) — 1963 — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. 2^e éd. Editions médicales Flammarion, Paris, 296 p.
- SCHWETZ (J.) — 1917 — Preliminary note on the tsetse flies of the Kabalo-Albertville (Lualaba-Tanganyika) railway. *Bull. ent. Res.*, 8, 169-175.
- SCHWETZ (J.) — 1922 — La présence des pupes de *Glossina palpalis* à 1500 m de l'eau. *Bull. Soc. Path. exot.*, 15, 23-25.
- SCOTT (J. B.) — 1931 — A practical method of marking insects in quantitative sample taken at regular intervals. *S. Afr. J. Sci.*, 28, 372-375.
- SIEGEL (S.) — 1956 — Non parametric statistics for the behavioural Sciences. McGraw-Hill Book Company, Inc., New-York, Toronto, London, 312 p.
- SIMPSON (J. J.) — 1918 — Bionomics of tsetse and other parasitological notes in the Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, 8, 193-214.
- SMITH (I. M.) & RENNISON (B. D.) — 1958 — Studies on sampling methods for *Glossina* populations. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 956-57, 43.
- SMITH (I. M.) & RENNISON (B. D.) — 1961 *a* — Studies of the sampling of *Glossina pallidipes* Aust. I. The numbers caught daily on cattle, in Morris trap and on a fly-round. *Bull. ent. Res.*, 52, 165-182.
- SMITH (I. M.) & RENNISON (B. D.) — 1961 *b* — Studies of the sampling of *Glossina pallidipes* Aust. II. The daily pattern of flies caught in Morris traps and on a fly-round. *Bull. ent. Res.*, 52, 183-189.
- SMITH (I. M.) & RENNISON (B. D.) — 1961 *c* — Studies of the sampling of *Glossina pallidipes* Aust. III. The hunger stages of male flies caught on cattle and in Morris traps. *Bull. ent. Res.* 52, 601-607.
- SOLOMON (M. E.) — 1957 — Estimation of humidity with cobalt thiocyanate papers and permanent colour standard. *Bull. ent. Res.*, 48, 489-506.
- SOUTHON (H. A. W.) — 1958 *a* — Night observations on *Glossina swynnertoni* Aust. Com. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 7^e réunion, Bruxelles, Publ. n° 41, 219-221.
- SOUTHON (H. A. W.) — 1958 *b* — Predation on *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1956 — December 1957, 53.
- SOUTHON (H. A. W.) — 1959 *a* — The resting sites of *Glossina swynnertoni* at night. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, January-December 1958, 55.
- SOUTHON (H. A. W.) — 1959 *b* — Studies in predation on *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.* January-December 1958, 56-58.
- SOUTHON (H. A. W.) — 1963 — The identification of blood meals of *Glossina* by electrophoresis. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, January-December, 1961, 28-29.

- SOUTHON (H. A. W.) & COCKINGS (K. L.) — 1963 *a* — Laboratory maintenance of *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, January-December 1961, 30-33.
- SOUTHON (H. A. W.) & COCKINGS (K. L.) — 1963 *b* — Laboratory maintenance of *Glossina*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1963, 31-33.
- SOUTHON (H. A. W.) & COCKINGS (K. L.) — 1963 *c* — Fertilization of *Glossina morsitans* in the laboratory. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, 1963, 33-34.
- SOUTHWOOD (T. R. E.) — 1968 — Ecological methods. 2^e ed. Methuen, London, 391 p.
- SANTOS (J. C. de SOUZA) — 1956 — Summary of the work of Dr. Goncalvez Ferreira on the distribution of *Glossina* in Angola. Com. tech. Coop. Afr. S Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 6^e réunion, Salisbury, 215-216.
- SOUZA (A. E. ESTEVE de) — 1960 — The advance of *Glossina* in southern Mozambique. Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp., 8^e réunion, Jos, Publ. n° 62, 203-218.
- SQUIRE (F. A.) — 1950 — Age-grouping Tsetse flies as an aid in the study of their bionomics. *Nature*, London, 165, 307-308.
- SQUIRE (F. A.) — 1951 *a* — Seasonal variation in the incidence of *Trypanosoma vivax* in *Glossina palpalis*. *Bull. ent. Res.*, 42, 371-374.
- SQUIRE (F. A.) — 1951 *b* — Observations on mating scars in *Glossina palpalis* (R.-D.). *Bull. ent. Res.*, 42, 601-604.
- SQUIRE (F. A.) — 1952 — On the sex ratio in *Glossina*. *Bull. ent. Res.*, 43, 231-235.
- SQUIRE (F. A.) — 1954 — Observations on the incidence of trypanosomes in *Glossina palpalis* (R.-D.) in Sierra Leone. *Bull. ent. Res.*, 45, 797-801.
- SQUIRE (F. A.) — 1959 — Infectibility of tsetse flies, *Glossina palpalis* (R. D.) and *G. tachinoides* Westw. with *Trypanosoma vivax*. *Bull. ent. Res.*, 50, 183-189.
- STUHLMANN (F.) — 1907 — Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. *Arbeiten aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte*, 26, 301-303.
- SWYNNERTON (C. F. M.) — 1915 — Experiments on some carnivorous insects, especially the Driver Ant, *Dorylus* and Butterflies' egg as prey. *Trans. ent. Soc. Lond.*, 1915, 317-350.
- SWYNNERTON (C. F. M.) — 1921 — An examination of the tsetse problem in North Mossurise, Portuguese East Africa. *Bull. ent. Res.*, 11, 315.
- SWYNNERTON (C. F. M.) — 1933 — Some traps for tsetse flies. *Bull. ent. Res.*, 24, 69-102.
- SWYNNERTON (C. F. M.) — 1936 — The tsetse flies of East Africa. A first study of their ecology, with a view to their control. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 84, 1-579 + i-xxxvi.
- SYMES (C. B.) — 1935 — Outline of work on *G. palpalis* in Kenya. *E. Afr. Med. J.*, 12, 263.
- SYMES (C. B.) & MACMAHON (J. P.) — 1937 — The food of tsetse flies (*Glossina swynnertoni* and *G. palpalis*) as determined by the precipitin test. *Bull. ent. Res.*, 28, 31-42.
- SYMES (C. B.) & SOUTHEY (R.) — 1938 — The eradication of *G. palpalis* in a lake shore area by the « block » method. Kenya, Department of Medical Services, Report, Nairobi, Government Printer.
- TANSLEY (A. G.) — 1935 — The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 284-307.
- TANSLEY (A. G.) & CHIPP (T. F.) — 1929 — Aims and methods in the study of vegetation. Brit. Emp. Veg. Com. & Crown Agents, London, 383 p.
- TEISSIER (G.) — 1934 — Disharmonie et discontinuité de la croissance. Hermann et Cie, Paris, 193 p.
- TEISSIER (G.) — 1948 — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, 14-53.
- TEISSIER (G.) — 1955 — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, 11, 344-356.

- THOMSEN (E.) — 1942 — Corpus allatum, *Calliphora* (Diptera). *Naturhist. For.*, 106, 320-405.
- THOMSEN (E.) — 1952 — Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female Blowfly. *J. exp. Biol.*, 29, 137-172.
- THOMSON (W. E. F.), GLOVER (P. E.) & TRUMP (E. C.) — 1960 — The extermination of *G. pallidipes* from an isolated area on Lake Victoria with the use of insecticides. *Com. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 8^e réunion, Jos, Publ. n° 62, 303-308.
- TOUPET (C.) — 1968 — Les éléments majeurs du climat. *In* : Atlas International de l'Ouest Africain I. F. A. N., Dakar.
- TROCHAIN (J.). — 1940 — Contribution à l'étude de la végétation au Sénégal. *Mém. I. F. A. N.*, n° 2, Larose, Paris, 433 p. + ii.
- TROCHAIN (J. L.) — 1957 — Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique. *Bull. Inst. Et. centrafr.*, Brazzaville, 13/14, 55-93.
- UVAROV (B. P.) — 1931 — Insects and climate. *Trans. ent. Soc. Lond.*, 79, 1-247.
- VAN DEN BERGHE (L.) & LAMBRECHT (F. L.) — 1954 — Notes on the discovery and biology of *Glossina brevipalpis* Newst. in the Mosso region (Urundi). *Bull. ent. Res.*, 45, 501-505.
- VAN DEN BERGHE (L.) & LAMBRECHT (F. L.) — 1962 — Etude biologique et écologique de *Glossina morsitans* Newstw. dans la région du Bugesera (Rwanda). *Acad. roy. Sci. Outre-Mer, Cl. Sci. nat. Méd. Mém.*, 13, 116.
- VANDERPLANK (F. L.) — 1941 — Activity of *Glossina pallidipes* and the lunar cycle (Dipt.). *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 16, 61-64.
- VANDERPLANK (F. L.) — 1947 — Some observations on the hunger-cycle of the Tsetse-flies *Glossina swynnertoni* and *G. pallidipes* (Diptera) in the field. *Bull. ent. Res.*, 38, 431-438.
- VANDERPLANK (F. L.) — 1948 a — Experiments in cross-breeding Tsetse-flies (*Glossina* species). *Ann. trop. Med. Parasit.*, 42, 131-152.
- VANDERPLANK (F. L.) — 1948 b — Studies of the behaviour of the Tsetse-fly, *Glossina pallidipes*, in the field : Influence of climatic factors on activity. *J. anim. Ecol.*, 17, 245-260.
- VANDERPLANK (F. L.) — 1949 — The classification of *Glossina palpalis*, including the descriptions of new subspecies and hybrids *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, (A), 18, 69-77.
- VARLEY (G. C.) & GRADWELL (G. R.) — 1960 — Key factors in population studies. *J. anim. Ecol.*, 29, 399-401.
- VATTIER (G.) — 1964 — Etude de caractères morphologiques et anatomiques en relation avec l'âge physiologique des femelles de glossines. *Cah. ORSTOM, Sér. ent. Méd.*, 2, 21-53.
- VEATCH (E. P.), BEQUAERT (J. C.) & WEINMAN (D.) — 1946 — Human trypanosomiasis and Tsetse flies in Liberia. *Amer. J. trop. Med.*, 26, n° 5 suppl., 105 p.
- VERHEIN (A.) — 1921 — Die Eihildung der Musciden. *Zool. J. B. (Anal)*, 42, 149-212.
- VILLIERS (A.) — 1958 — Tortues et Crocodiles de l'Afrique Noire française. *I. F. A. N., Initiations Africaines*, XV, 354 p.
- VOGT (M.) — 1943 — Larval and pupal corpus allatum, *Calliphora* (Diptera). *Biol. Zentralbl.*, 63, 56-71.
- WALLIS (W. A.) & ROBERTS (H. V.) — 1964 — Statistics ; a new approach. The Free Press of Glencoe, 645 p.
- WEITZ (B.) — 1952 — The antigenicity of sera of man and animals in relation to the preparation of specific precipitating antisera. *J. Hyg., London*, 50, 275-295.
- WEITZ (B.) — 1956 — Identification of blood meals of blood-sucking arthropods. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, 15, 473-490.
- WEITZ (B.) — 1963 — The feeding habits of *Glossina*. *Bull. Org. mond. Santé*, 28, 711-729.
- WEITZ (B.) — 1964 — Feeding habits of tsetse flies. *Endeavour*, 23, (88), 38-42.
- WEITZ (B.) & BUXTON (A.) — 1953 — The rate of digestion of blood meals of various haematophagous arthropods as determined by the precipitin test. *Bull. ent. Res.*, 44, 445-450.

- WEITZ (B.) & JACKSON (C. H. N.) — 1955 — The host-animals of *G. morsitans* at Daga Iloi. *Bull. ent. Res.*, 46, 531-538.
- WELCH (J. R.) — 1958 — Studies on *G. morsitans orientalis*. *E. Afr. Tryp. Res. Org. Rep.*, July 1956 — December 1957, 53-54.
- WIEDEMANN (C. R. W.) — 1830 — Aussereuropäische zweiflügelige Insekten, Zweiter Theil, 253-254, Zungen fliege, *Glossina*.
- WIGGLESWORTH (V. B.) — 1936 — The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. Sci.*, 79, 91-121.
- WIGGLESWORTH (V. B.) — 1946 — Water relations of insects. *Experientia*, 2, 210-214.
- WIGGLESWORTH (V. B.) — 1965 — The principles of insect physiology. Methuen & Co, London, 741 p.
- WIJERS (D. J. B.) — 1958 — Factors that may influence the infection rate of « *Glossina palpalis* » with « *Trypanosoma gambiense* ». I. The age of the fly at the time of the infected feed. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 52, 385-390.
- WIJERS (D. J. B.) — 1960 — The importance of the age of *Glossina palpalis* at the time of the infective feed with *T. gambiense*. *Comm. Tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 7^e réunion, Bruxelles, Publ. n° 41, 319-320.
- WILDE (J. de) — 1962 — Photoperiodism in insects and mites. *Ann. Rev. Entomol.*, 7, 1-26.
- WILLETT (K. C.) — 1953 — The laboratory maintenance of *Glossina*. *Parasitology*, 43, 110-130.
- WILLETT (K. C.) — 1955 — A special method for the dissection of *Glossina*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 49, 376-383.
- WILLETT (K. C.) — 1960 — Development of the peritrophic membrane in *Glossina* (tsetse flies) and its relation to infection with trypanosomes. *Expl. Parasit.*, 18, 290-295.
- WILLETT (K. C.) — 1963 — A note on the risk of advances by tsetse fly and some of the factors involved. *Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 9^e réunion, Conakry, 1962, Publ. n° 88, 153-156.
- WILLETT (K. C.) — 1966 a — Development of the peritrophic membrane in *Glossina* (Tsetse flies) and its relation to infection with trypanosome. *Exp. Parasit.*, 18, 290-295.
- WILLETT (K. C.) — 1966 b — Observations on the development of the peritrophic membrane in *Glossina* (tsetse-flies) and its relation to the infection of the flies with trypanosomes. *Proc. Ist. Int. Congress Parasit.*, Roma, 979.
- WILLIAMS (W. L.) — 1943 — On the activity of the tsetse, *Glossina pallidipes* and other Tsetse during a 24 hours period. *Rhod. agric. J.*, 40, 368-370.
- WILSON (S. G.) — 1958 — Recent advances of *Glossina morsitans submorsitans* in Northern Nigeria. *Comm. tech. Coop. Afr. S. Sahara / Com. Sc. Int. Rech. Tryp.*, 7^e réunion, Bruxelles, Publ. n° 41, 367-389.
- WILSON (D. M.) — 1966 — Insect walking. *Ann. Rev. Entomol.*, 11, 103-122.
- YORKE (W.) & BLACKLOCK (B.) — 1915 a — Notes on the bionomics of *Glossina palpalis* in Sierra Leone, with special reference to its pupal habitats. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 9, 349-362.
- YORKE (W.) & BLACKLOCK (B.) — 1915 b — Food of *Glossina palpalis* in the Cape Light-House Peninsula, Sierra Leone. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 9, 363-382.
- YVORÉ (P.), DESROTOUR (J.), LAURENT (J.) & FINELLE (P.) — 1962 — Essai d'assainissement d'une zone infestée par *Glossina fuscipes* Newst. en République Centrafricaine. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 15, 403-410.
- YVORÉ (P.), LACOTTE (R.) & FINELLE (P.) — 1965 — Etude de la biologie et de l'écologie de *Glossina fusca congolensis* Newst. et Evans en République Centrafricaine. II. Gîtes de repos, activité diurne. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 18, 283-292.

- ZUKEL (J. W.) — 1947 — Marking *Anopheles* mosquitoes with fluorescent compounds. *Science*, 10, 157.
- ZUMPT (F.) — 1935 — Zur Systematik der *Glossina palpalis* — Gruppe. *Arch. f. Schiffs- u. Tropen Hyg.*, 39, 141-156.
- ZUMPT (F.) — 1940 — Die Verbreitung der *Glossina palpalis* subspezies im Belgischen Kongegebiet. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 33, 136-149.

INDEX ALPHABETIQUE

(* L'astérisque après un mot signifie le renvoi à ce mot)

A

- abdomen
 anatomie : 79.
 couleur : 45, 112.
 état de réplétion : 47, 75, 76.
 abri météorologique : 42.
Acacia
 albida : 17.
 radiana : 17.
 sp. : 17.
 accouplement : 78, 95.
 acides aminés : 74.
 acrodendrophile : 22.
 action (voir aux facteurs agissant).
 activité
 cycle : 166-181.
 de *G. p. gambiensis* : 169-173.
 des glossines : 166-169.
 des insectes : 166, 167.
 des stades préimaginaux : 168.
 diurne : 169-173.
 et capture : 20, 59, 60.
 humaine : 35, 36.
 nocturne : 168, 173.
 facteurs de l'activité : 173-181.
Adansonia digitata (Baobab) : 17, 181.
Adenota Kob (Cob de Buffon) : 35.
Aedes aegypti : 107.
Aepyrceros sp. : 192.
 affamé
 attitude au repos des affamés : 189.
 et activité : 167, 168, 174, 175.
 état : 47.
 glossines affamées : 74, 75, 85.
 dans une population : 215, 216.
Afzelia africana : 17.
 âge
 chronologique : 107, 109-114, 116, 151-154.
 comparaison des méthodes de détermination de l'âge : 116.
 de la mère : 90.
 des pupes : 118.
 détermination de l'âge par la méthode de :
 l'âge physiologique :
 glossines : 83, 106, 114, 116, 129, 130, 151.
 mâles : 78.
 Jackson : 45, 47, 109, 115, 116.
 Squire : 109.
 et composition des populations : 108, 206.
 et degré d'insémination : 95.
 et infestation par les trypanosomes : 196.
 ailes
 couleur : 45, 109, 112.
 degré d'usure : 109, 112-116.
 aires
 de dispersion *.
 septentrionales : 17.
Alcelaphus (Bubale)
 major : 35.
 sp. : 192.
 alizé : 10, 12.
 allatectomie : 104.
 allométrie de croissance des oocytes : 83-87, 105, 114.
Allophylus sp. : 155.
 ambit : 199, 200.
 amphibiens : 38.
 ampoule rectale : 75, 111.
 analyse statistique : 71, 72.
 anatomie
 appareil génital femelle : 78-82.
 appareil génital mâle : 78.
 système nerveux de l'appareil femelle : 81, 82.
Andropogon sp. : 17.
 âne : 36.
 anneau de Weissman : 104.
 anomalies de la reproduction : 97-104, 107.
 anophèles : 92.
Anopheles
 funestus : 108.
 gambiae : 108.
 anticyclones : 10, 14.
 antilopes : 20, 192.
 appareil
 digestif à l'état ténéral : 75, 116.
 excréteur des ténérales : 116.
 génital : 78-82.
 appareillage de mesure : 41.
 appât
 animaux : 57, 205.
 bœuf : 58, 205.
 gaz carbonique : 58.
 généralités : 55, 56.
 Aracées : 37.
 Asilidae : 198.
 Attidae : 198.
 attractifs : 58, 205.
 avortement : 97, 99, 100, 107, 130.

B

- Balanites aegyptiaca* : 17.
 Banfora : 29, 30.
 barrières physiques : 200.
 base des réactions : 19, 134, 181, 227.
Bembex et *Bembicidae* : 198.
 bioclimats : 15, 16.
 blocage
 de l'oogenèse : 97, 98.
 de l'ovulation : 97-103.
 Bobo : 35.
 Bobo-Dioulasso
 plateau : 29.
 ville : 34.
Bombax costatum (Kapokier) : 17.
Bombyx mori : 104.
Borassus flabellifer (Palmier rônier) : 17.
 bowal (bowe) : 10.
 Bovidés : 7.
 brouillard : 34.
 brume sèche : 14.

budget vital : 204, 217.

buffles : 192.

Butyrospermum parkii (Karité) : 17.

C

cacaoyers : 24.

cage : 182.

calibrage des populations : 55.

Calliphora

erythrocephala : 104, 105.

sp. : 83.

Calliphoridae : 62.

callosités copulatrices : 48.

canaux des spermathèques : 79, 82, 93, 106.

canne à sucre : 155.

canopée : 22, 24.

capture

rythme de : 36, 37.

technique de : 55-60, 205.

capture-recapture : 206.

captureurs

et sex ratio : 209, 210.

Carabidae : 198.

carré latin : 36.

cellules

folliculaires : 82, 83.

nourricières : 82, 83, 92.

œuf *.

Celtis integrifolia : 37.

Cenchrus catharticus (= *C. biflorus*, Cram-cram) :

18.

centre intégrateur : 106, 107.

Cephalophus rufilatus (Céphalophe à flancs roux) :

35, 37.

Cercopithecus aethiops (Cercopithèque, Callitriche) : 35, 37.

cerques : 45.

chaîne alimentaire : 20.

chèvres : 36, 37, 76, 77, 196.

chien : 66.

chloroforme : 48.

Chlorophora

excelsa : 37.

sp. : 155.

chorion : 83, 96, 101, 103, 118.

choriothète : 96, 118.

Cicadinea : 82.

cicatrices copulatrices : 48.

clairières (gîtes) : 23.

clearing (voir éclaircissement forestier).

climat

Afrique occidentale : 10-12.

de Bobo-Dioulasso : 133-139.

écologique : 40, 41.

facteur de répartition : 22.

généralités : 10.

Haute-Volta : 14, 15.

mesures : 40.

météorologiques : 40, 41.

sud-soudanien ouest : 133.

Clubionidae : 198.

coaptation : 93.

cobaye : 48.

co-déterminants : 204.

cohorte : 204.

coût : 93.

Cola nitida : 37.

Coléoptères : 82.

colorations histologiques : 49.

Commiphora sp. : 17.

comportement : voir activité, repas, lieux de repos, etc...

composition des populations : 206.

concentration (dispersion *).

conduit excréteur des glandes nourricières : 93.

contraction des populations : 25.

corpora allata, *corpus allatum* : 104, 105, 107.

corpora cardiaca : 105.

corps

gras : 90.

jaune : 92.

correction (populations) : 55.

Côte d'Ivoire : 133.

couleur

abdomen *.

ailes *.

peinture pour marquage *.

coussinets copulateurs : 45, 48.

cristaux dans l'intestin : 52.

crocodiles : 18, 20, 23, 34, 37, 38, 51, 53, 192, 194.

Crocodylidae : 34.

Crocodylus

cataphractus : 34.

niloticus : 34, 37, 38.

croisements expérimentaux : 1, 5.

Culex

fatigans : 108.

sp. : 92.

Culicidae : 173.

culture : 35.

cycle

alimentaire : 73, 77.

biologique : 77.

d'activité *.

ovaro-utérin : 77, 85, 91, 96-98, 100, 104, 106, 118.

D

déficit de saturation

dans les gîtes : 142, 144.

effet sur :

l'activité : 168.

la longévité : 206.

dégénérescence larvaire : 102, 103.

dégré

d'insémination *.

de réplétion *.

d'usure des ailes *.

démarrage inversé de l'oogénèse : 101.

densité

apparente : 36, 56, 57.

et activité : 205.

et repos dans les gîtes d'étude : 185-188, 190, 191.

désertification : 18.

déshydratation des pupes : 20.

détermination

de l'âge *.

de l'hôte *.

dévagination du ptilinum *.

développement
 de l'oocyte *.
 intra-utérin : 104, 118, 119.
 diamètre des hématies : 51.
 digestion : 74.
 dilatation (= sac folliculaire *).
 Dindéresso : 29.
 dispersion : 24, 199, 200.
 dans les gîtes d'étude : 200.
 des populations : 230.
 éloignée : 202, 203.
 en lisière de forêt : 203.
 immédiate : 200-202.
 disponibilité
 glossines : 54, 56, 57, 167, 205.
 hôte : 193.
 distribution de Poisson : 206.
Drosophila sp. : 93, 104.
 durée du stade pupal : 118-120, 157-161.
 dynamique des populations : 95, 97, 130.
 concepts généraux : 204.
 des glossines : 205-207.

E

eau : 21, 22, 200.
 écailles tégumentaires : 107.
 échantillonnage
 dans les gîtes : 36, 37.
 de *G. p. gambiensis* : 59, 60.
 des glossines : 56-59.
 des populations : 40.
 des stades préimaginaux : 60, 61.
 en écologie animale : 53-56.
 problèmes d'échantillonnage : 71-85, 205, 206.
 éclaircissement forestier (= prophylaxie agronomique) : 200.
 écidioclimat
 dans la galerie forestière : 21, 22.
 définition : 21, 41.
 des lieux de repos : 21, 24, 181, 206.
 mesures de l'écidioclimat : 41, 43.
 éclosion
 des stades larvaires : 118.
 heure d'éclosion
 au laboratoire : 120-122, 131.
 dans les gîtes d'étude : 164, 165.
 rythme d'éclosion : 122, 131.
 écoclimat
 dans la galerie forestière : 21, 24, 42, 43.
 définition : 40, 41.
 des gîtes d'étude : 137-145.
 mesure de l'écoclimat : 42, 43.
 économie de la Haute-Volta : 35.
 écosystème : 7, 133.
 écran :
 de capture : 57, 58, 205.
 de Stevenson : 158.
 écureuil : 37.
 édaphiques (conditions) : 22.
Elaeis guineensis : 22, 37, 155.
 Elateridae : 198.
 électrophorèse : 53.
 éléphant : 51, 155, 192.
 élevage
 des animaux domestiques : 36.

des glossines : 19, 68-70, 129.
 poids des pupes d'élevage : 90.
 utilisation des pupes d'élevage : 158-161, 163, 164.
 embryogénèse : 118.
 émigration : 199.
 empilement des œufs : 101-103.
 endocrine, endocrinien : 97.
 endroit pour vivre : 18, 20, 229.
 environnement
 en général : 7, 8, 18.
 de *G. p. gambiensis* : 18-29, 154.
 techniques d'étude de l'environnement : 39-44.
 enzymes : 74.
 Ephéméroptères : 82.
 épithélium folliculaire : 83, 92.
 Equidés : 7.
Equus sp. : 192.
Erythracoidea leptus : 197.
Erythrocebus patas (singé roux, singé pleureur) : 35.
 espèces jumelles : 5.
 estimation des populations : 54, 55, 206.
 état physiologique (méthode d'observation) : 44-53.
Euphorbia balsamifera : 18.
 évaporation
 à la station météo de Nasso : 136.
 dans les gîtes d'étude : 142.
 effet de l'évaporation sur :
 la faim : 20.
 la longévité : 206.
 les populations : 228.
 les pupes : 163, 164.
 mensuelle à Bobo-Dioulasso : 33.
 évaporomètre Piche : 42.
 évapotranspiration : 39, 42.
 événements primaires, secondaires : 204.
 excréments : 74.
 exigences écologiques : 18.
 explorateurs : 7.
 exuvie : 96.

F

facteurs
 chorologiques : 21.
 conditionnant l'existence de *G. p. gambiensis* : 21, 22.
 de l'environnement : 18.
 déterminants de l'activité : 179, 180.
 l'écidioclimat facteur limitant : 20-22.
 écidioclimatiques : 21.
 « K » (clés) : 107, 204, 233.
 limitants de l'activité : 175-179.
 local (sur action, activité) : 180.
 princeps (l'eau) : 21.
 falaise de Banfora : 29.
 faune
 de l'Afrique occidentale : 18.
 de la région de Bobo-Dioulasso : 34-36.
 en forêt du Kou : 37.
 en forêt de Poa : 38.
 méthodes d'étude : 40.
 fécondation : 93.
 feedback mecanism (= mécanisme de rétroaction *).
 feux de brousse : 18.
 filet de capture : 60.

fleuves (gîtes) : 28.
 fluctuations des populations *.
 fly-belt : 7.
 fly-round (= rondes *).
 follicules
 ovariens : 82, 83, 92.
 testiculaires : 78, 116.
 forêts
 claires : 16.
 classées du Kou *, de Poa *.
 dense humide : 15, 16, 23.
 galerie (= galerie forestière) : 17, 18, 21,
 22, 24-28, 36, 38, 42, 59, 133.
 marécageuse : 23.
 mosaïque savane-forêt : 16.
 primaire : 23.
 relique : 28.
 semi-décidue : 16, 23.
 sempervirente : 16, 23.
 forme intermédiaire *palpalis-gambiensis* : 2.
 fossiles (glossines) : 1.
 fougères : 28, 37.
 fourmis : 59, 198.
 fourrés secondaires : 23.
 francolin : 51.
 front intertropical (F.I.T.) : 10, 12, 14.

G

gaine
 ovarienne : 79.
 ovariolaire : 79.
Galago senegalensis (= Galago) : 35.
 galerie forestière (= forêt *-galerie).
 gaz carbonique : 58, 189.
Gazella sp. : 192.
 genitalia : 2.
 géographie
 de Bobo-Dioulasso : 9, 10, 29, 30.
 de la Haute-Volta : 9, 10.
 géologie
 Haute-Volta : 9.
 ouest-africain : 9.
 plateau de Bobo : 29.
 géomorphologie : 22.
 germarium : 79, 82, 92.
 gestation : 96, 97.
 gestante (femelle) : 175.
 gîtes
 d'étude : 36-38.
 types de gîtes : 23-29.
 glandes
 accessoire : 78.
 salivaires : 48, 49.
 utérines : 79, 82, 106.
Glossina (genre) : 1.
 — sous-genres :
 Austenina : 1, 5.
 Glossina : 1, 207.
 Nemorhina : 1, 2, 155, 168, 182, 207.
 — espèces et sous-espèces :
 austeni : 68, 78, 90, 120, 121, 127, 168, 192,
 151, 168, 182, 192, 206.
 brevipalpis : 57, 68, 74, 83, 97, 119, 120,
 151, 168, 182, 192, 206.
 fusca : 4, 93, 122, 192.
 f. fusca : 4, 181.
 f. congolensis : 4, 68, 181.

fuscipes : 2, 192.
 f. fuscipes : 2, 19, 52, 59, 68, 78, 97, 109,
 116, 119, 120, 125, 126, 128, 146, 151,
 152, 155, 157, 167, 168, 197, 199, 205,
 206.
 f. martinii : 1.
 f. quanzensis : 2, 7, 19, 83, 92, 109.
fuscipleuris : 182, 192.
longipalpis : 1, 24, 168, 181, 192.
longipennis : 168, 192.
medicorum : 182.
morsitans : 6, 21, 45, 47, 50, 52, 56, 59, 61,
 64, 68, 74, 79, 82, 83, 91, 92, 95, 97, 106,
 109, 119, 120, 122, 125, 127, 146, 155,
 156, 167, 181, 194, 199, 206, 207.
 m. morsitans : 192, 199.
 m. orientalis : 119, 157, 168, 192, 277.
 m. submorsitans : 125, 156, 168, 181, 192,
 207.
palpalis : 1, 2, 19-21, 24, 52, 53, 59, 97, 192.
 p. palpalis : 1-6, 19, 22-24, 59, 83, 119,
 122, 156, 161, 162, 168, 169, 173, 182,
 195, 200, 206, 207, 211, 214, 226, 230.
 p. gambiensis (position systématique) :
 1-7.
 p. fuscipes (= *fuscipes fuscipes*) : 1, 2.
 p. angolensis : 1.
 p. martinii (= *fuscipes martinii*) : 1.
pallidipes : 20, 57, 58, 68, 92, 97, 109, 116,
 119, 122, 151, 168, 181, 192, 205, 206.
swynnertonii : 20, 52, 66, 74, 122, 127, 146,
 168, 181, 192, 193, 198, 199, 205, 207.
tabaniformis : 192.
tachinoides : 52, 68, 79, 106, 125, 156, 161,
 168, 181, 192, 200.
 gorgé (état) : 47.
 activité des gorgés : 174, 175.
 attitude des gorgés au repos : 189.
 extraction de l'intestin : 51.
 proportion de gorgés dans les populations :
 215, 216.
 grains : 31.
 graisse : 74.
 gravidité : 213, 214.
 grenouilles : 51.
 grille de capture : 57.
 grillons : 198.
 gros mammifères : 38.
 groupes
 d'âge *.
 de réplétion *.
 palpalis (= *Nemorhina* *).
 Guib harnaché (= *Tragelaphus* * *scriptus*).

H

habitat
 humain : 35, 36.
 réel : 146.
 types d'habitats des glossines : 24, 25.
 harmattan : 10, 12, 14, 18, 24.
 harpes : 4, 5.
 hématies : 51.
 hémogregarines : 51.
 hémolymphe : 74, 104.
Hersilia setifrons : 198.
 heug : 11, 14.

Hippobosca longipennis : 79.
Hippopotamus amphibius : 35, 37, 192.
Hippotragus equinus (hippotrague, antilope che-
 val) : 35.
 homme : 20, 192-194, 205.
 hôte
 détermination de l'hôte : 40, 51-53.
 recherche de l'hôte : 40.
 relation avec les glossines : 20, 192-194.
 effet de l'hôte sur les populations : 229.
 humidité
 action sur :
 l'activité : 167, 168.
 la faim : 20.
 la mortalité des imagos : 228.
 l'éclosion et la mortalité pupale : 119, 126,
 127, 161-164.
 les anomalies de la reproduction : 97.
 dans la galerie forestière : 21.
 facteur limitant :
 dans le microhabitat : 42.
 dans les niaies : 22.
 de la répartition : 22.
 du sol : 159-166.
 mesure de l'humidité : 42.
 moyennes mensuelles : 32.
 hydrogéologie : 30.
 hydrologie : 37.
 hygrométrie (voir humidité *).
 Hyménoptères : 82.
Hyphaene thebaïca (palmier doum) : 17.
 hypopharynx (dissection) : 49.

I

inanimation : 20.
 indice
 de Lincoln : 61, 206.
 des populations : 54.
 spermathécal : 50, 93.
 infestation (trypanosomes *).
 inondation des gîtes : 159, 162, 164.
 insecticides : 199.
 insémination : 93, 95, 105, 106, 130.
 degré d'insémination (dans les gîtes d'étude) :
 50, 95, 98, 103, 106, 150.
 insolation (mensuelle) : 33.
 intermédiaire (stade alimentaire) : 47.
 et activité : 175.
 dans les gîtes : 216.
 intestin
 cristaux verts dans l'intestin : 52.
 dissection : 49, 50.
 des nullipares : 108, 111.
 postérieur : 75.
Iphita limbata : 105.
 irradiation (stérile *).
Isobertlinia
 doka : 17.
 dalzielii : 17.
 isohyètes : 18, 22.
 à Bobo-Dioulasso : 30, 31.
 isolat géographique : 5.
 isolement sexuel : 5.

J

jabot : 45.

K

Katabu : 226.
Khaya senegalensis (Caïlcédrat, acajou du Sénégal) :
 17.
Kobus :
 defassa (Cobe onctueux, Waterbuck) : 35.
 sp. : 192.
 Kokoroué : 37, 38, 202, 203.
 Kou
 forêt : 36-38, 42, 84, 89, 95, 111, 112, 137, 142,
 150, 156-164, 169-181, 193, 195, 198, 200,
 203, 208, 211, 217, 219, 222.
 rivière : 29, 37.
 vallée : 30.

L

labium : 49.
 labre : 49.
 lac (gîte) : 28.
 lâcher de glossines
 à l'état ténéral : 112.
 utilisation des glossines marquées : 68, 112,
 148, 149, 151, 153, 182, 183, 200, 201.
 lactation : 96, 97, 106.
Larus
 argentatus : 5.
 glaucoïdes : 6.
 larve
 ablation de l'anneau de Weissmann : 104.
 anatomie : 118.
 anomalie : 99, 100, 102, 103.
 biologie : 118.
 dans le sol : 21, 22, 155.
 in utero : 96, 97, 214.
 larvipares : 105, 138.
 larviparité : 78.
 larviposition
 choix du lieu de larviposition : 20, 118.
 anomalie : 98-100, 102, 103.
 Lcraba : 29.
 libellules : 198.
 lieux
 de capture : 205.
 de repos *.
 de reproduction : 20, 28, 146, 155-157.
 ligature de la larve : 104.
 limite nord de répartition : 21, 22.
 lobes polypneustiques : 118.
 longévité : 206.
Lucilia sericata : 104.
 lumière
 action sur :
 l'activité : 167.
 l'éclosion : 119.
 facteur déterminant de l'activité : 179, 180.
 facteur limitant de l'activité : 176-179.
 facteur écologique : 19-21.
 dans les gîtes d'étude : 144.
 mesure de la lumière : 43.
 luxmètre : 43.

M

macroclimat
 définition : 21, 40.
 de la région de Bobo-Dioulasso : 30-34, 42,

133-137.
 Malpighi (tube * de).
 mare (gîte) : 28.
 marigot : 36.
 mammifères : 18, 38, 193.
 mangouste : 198.
 mangrove : 23.
 Mantidae : 198.
 marabout : 51.
 marquage
 des glossines : 62-64.
 de *G. p. gambiensis* : 64-66.
 en écologie animale : 61-63.
 utilisation des spécimens marqués (« lâcher *
 des glossines »).
 Matourkou : 36, 38, 140, 150, 211, 212, 214, 216.
 mécanismes stabilisateurs des populations : 204.
 méconium : 75, 108, 111.
Melophagus ovinus : 78, 79, 97.
 Melyridae : 198.
Mermis, Mermithidae : 194, 197.
 méroïstique : 79.
 mesure (voir aux facteurs mesurés).
 métabolisme
 de la mère : 97.
 de la glossine ténérale : 108.
 de la graisse et de l'eau, général : 19, 74, 90,
 118, 122, 175.
 de la reproduction : 107.
 respiratoire des pupes : 118.
 vitellogénèse : 105.
 méthodes (voir capture, dissection, etc...).
 microclimat, microclimatologie : 40, 41.
 microhabitat : 22.
 milieux (composants de l'écosystème *).
 Moami (anticlinal) : 30.
 montage des genitalia : 2.
 mortalité
 causée par :
 la chaleur : 19, 20.
 la dessiccation : 19, 20.
 l'inanition : 20.
 pupale : 126-128, 161-165.
 mosaïque savane-forêt *.
 mousse : 155.
 mousson : 12, 14, 31, 33.
 mouton : 36.
 moyennes
 météorologiques : 29, 31.
 pentadaires : 31.
 mues : 118.
 musaraigne géante : 198.
Musca domestica : 83, 107.
 musculature thoracique des ténérales : 44, 90.
 Myrmeleontidae : 197.

N

nagana : 7.
Nemorhina (*Glossina* *).
Nephila : 198.
 nerfs (anatomie *).
 neurosécrétion : 168.
 niaves : 22, 29.
 niche écologique : 20.
 nombre repère (âge * physiologique).
 nomenclature des glossines : 1.

notes d'accouplement : 59.
 nourricières (cellules *).
 nourriture
 et ovulation : 97.
 nullipare
 et âge physiologique : 108, 109.
 et état ténéral : 112, 175.
 oocyte de nullipare : 85, 87.
 nutrition
 imago : 73-77.
 larve : 118.
 nymphose utérine : 97, 102.

O

objet (attraction à un objet mobile) : 74.
 œuf
 cellule-œuf : 82, 83, 90.
 chez les insectes sans *corpora allata* : 104.
 dans les anomalies de la reproduction : 98-
 103.
 fécondé : 95.
 mûr : 92, 93, 105, 114.
 ovulation : 92, 93, 108.
 résorption : 100-102.
 rétention : 97-102.
 rôle de l'œuf dans le fonctionnement de
 l'ovaire : 106.
 ombre (lumière *).
 ombrophile (forêt * sempervirente).
 oocyte
 allométrie : 83-87.
 et âge physiologique : 109, 114, 115.
 et anomalies de la reproduction : 98-102.
 développement : 78-91.
 et ovulation : 92, 93.
 technique de mesure des oocytes : 50.
 oogénèse
 normale : 79, 81-83, 98, 105, 106.
 anormale : 101-103.
 oogonies : 79, 82.
 orages : 31.
 orchidées : 28, 37.
 ornithodore : 53.
 Orthoptères : 82.
Osteolemus tetraspis : 34, 37.
 oiseaux : 20, 34, 37, 192, 198.
Ourebia ourebi (ourébi) : 35.
 ovaires
 anatomie : 79, 80, 82.
 contrôle des *corpora allata* : 105.
 et anomalies de la reproduction : 97-102.
 œuf dans les ovaires : 89.
 technique d'observation des ovaires : 49, 50.
 ovarioles
 anatomie : 79-82.
 et anomalies de la reproduction : 97-102.
 et âge physiologique : 114.
 fonctionnement : 105, 106.
 oviductes : 79, 82, 92, 131.
 des femelles sans *corpora allata* : 104.
 fonctionnement : 106.
 œufs engagés dans l'oviducte : 98.
 ovovivipares (*pars intercerebralis* chez les) : 104.
 ovulation : 92, 93, 95, 106, 131.
 et âge physiologique : 108, 109, 114.
 et anomalies de la reproduction : 97, 100-103.
 rythme d'ovulation : 78.

P

paléobotanique : 5.
 paléoclimat : 5.
 paléogéographie : 5.
Pantherus pardus (panthère) : 35.
 papier
 au thiocyanate de cobalt : 44.
 réfléchissant : 65.
 papille utérine : 93.
Papio anubis (babouin, cynocéphale) : 35, 37, 52.
 parabiose : 104.
 paramères : 1-5.
 parasites
 action sur les populations : 229, 230.
 de l'hôte : 51.
 de glossines : 194, 195.
 de *G. p. gambiensis* : 196, 197.
 des pupes : 162.
 ecto-parasites : 197.
 insectes parasites : 197.
 recherche des parasites : 40.
 pares
 et âge physiologique : 109.
 oocytes des pares : 85.
 vieilles pares : 85, 87.
Parkia biglobosa (Néré) : 17.
Pars intercerebralis : 104.
 paucipares : 108.
 peau de l'hôte : 77.
 pêche, pêcheurs : 36.
 pedicelle (= pédicule) : 79.
 peritrophique (membrane) : 194.
 perméabilité du puparium : 98.
 peste bovine : 207.
 peulhs : 36.
 peuplement des mammifères : 18.
Phacochoerus aethiopicus (phacochère) : 34, 193.
 photographie : 36, 40.
 phototaxie : 167.
 phytocénoses : 40.
 phytogéographie : 15.
 pièges, piégeage
 des glossines : 56, 58, 59, 205, 206.
 des insectes : 55, 56.
 soustractif : 55, 56.
 pintade : 36.
 piqure : 20, 75-77, 193.
 piste (terrain de chasse) : 23.
 plaques dorsales des femelles : 2.
 Plécoptères : 82.
 pluie (voir pluviométrie) — facteur de répartition : 22.
 pluviométrie
 action sur :
 la longévité : 206.
 les populations : 228, 229.
 à Nasso : 135.
 dans la région de Bobo-Dioulasso : 30, 31, 134.
 mesure : 42.
 pluviosité : 31.
Poa : 36, 38, 140, 150, 183, 193, 196, 210-213, 215, 220, 225.
 poids des pupes
 à la larviposition : 128.
 d'élevage et sauvages : 125-127.
 perte de poids : 126-128, 132.

sec résiduel sans graisse : 83.
 technique de pesée : 52.
 ponté utérine : 93, 105-107.
 population
 avance et recul des populations : 207.
 comparaison des populations annuelles : 207.
 concentration : 219, 220.
 constituants de l'écosystème : 7.
 dynamique des populations : 203-233.
 fluctuations à court terme : 219.
 fluctuations à long terme : 207.
 fluctuations saisonnières : 222-227.
 pores : 36, 37.
 postes
 fixes de captures : 59, 60.
 de rondes : 56, 57.
 météorologique : 42, 43.
 potamochère : 192.
 poules : 36, 37.
 précipitines (test) : 52, 53, 149, 192, 193.
 prédateurs
 dans les gîtes d'étude : 198, 229.
 des glossines : 197, 198.
 des pupes : 162.
 prédation artificielle : 206.
 préférences :
 alimentaires ou trophiques : 20, 192-194.
 pour une association végétale : 39.
 Primates : 192, 193.
 primipares : 108.
 proboscis (dissection) : 49.
 proline : 74.
 prophylaxie agronomique (éclaircissement * fores-tier).
 Protozoaires : 196.
 pseudallatectomie : 83.
 psychromètre : 42.
Pterocarpus erinaceus : 17.
 ptilinum : 45, 108, 109, 111, 118, 131.
 pupaison : 118.
 puparium : 45, 118.
 pupes
 anatomie : 118.
 écologie : 154-165.
 in utero : 102-104.
 physiologie : 119-128.
 technique d'étude des pupes : 53, 67.
 Pupipares : 78.

R

race géographique (= sous-espèce *).
 ralentissement du cycle ovarien : 100.
Raphia sp. : 28, 37, 38.
 récession des pluies : 107.
 récolte
 au filet : 55, 56.
 en carré : 57.
 soustractive : 55.
Redunca redunca (Cob de roseaux) : 35.
 Reduviidae : 198.
 régions :
 climatiques : 12-14.
 éthiopienne : 1.
 sous-région malgache : 1.
 relation hôte-glossine : 20.
 relevé des phénomènes météorologiques : 42.

reliques folliculaires (sac folliculaire *).
répartition
 de *G. p. gambiensis* : 2-6, 17, 22.
 des glossines en fonction du climat : 133.
repas
 préférences alimentaires : 74-77, 83.
 repas infestant : 194.
 technique d'étude : 47.
replet (état) : 47.
 mâles replets dans les gîtes d'étude : 215, 216.
réplétion : 47-61.
repos
 lieux de repos des glossines : 181, 182.
 de *G. p. gambiensis* : 182-191.
 techniques d'étude : 66, 67.
reproduction
 arrêt de la reproduction : 230, 232.
reptiles : 20, 34, 51.
réserves alimentaires : 74, 83, 90, 105, 175.
résorption des oocytes : 83, 100, 103.
retard à l'ovulation : 97.
rétention des œufs : 97-104.
rétroaction (mécanisme de) : 105, 107.
rhinocéros : 192.
Rhodnius prolixus : 83.
Rhynchostragus sp. : 192.
rivières (gîtes) : 23, 24, 28.
rizières (gîtes) : 23.
ronde de capture : 56, 57, 59, 199, 206.
rongeurs : 37.
rosée : 34.
ruisseaux (gîtes) : 34.
rythme
 de ponte : 105.
 des repas : 20, 44, 76, 146.
 (dans les gîtes d'étude) : 146-149.

S

sac folliculaire : 92, 108, 109, 114.
saison
 climat *.
 à Bobo-Dioulasso : 136, 137.
Salticidae : 198.
sang (extraction) : 51.
Sarcophaga
 argyrostoma : 104.
 securifera : 104.
savane
 boisée : 16.
 boisée guinéenne : 17, 24, 34.
 soudanienne : 17-22, 26-29, 34.
 types relativement secs : 17.
serpents : 38.
sex-ratio : 206.
 dans les gîtes d'étude : 208-211.
signum : 4.
Sipylodea sipylus : 104.
sol et sous-sol : 21, 22.
Somone : 203.
sonde à thermistance : 43.
sous-espèces (polytypiques) : 2-5.
source (gîte) : 27.
sous-région (région *).
spéciation : 5, 6.
spermathèques : 45, 50, 79, 93-95, 98, 106, 107.
spermatocystes : 78, 131.

spermatogénèse : 78.
spermatogonies : 78.
spermatozoïdes : 78, 131.
sperme : 93, 95-105, 106, 116, 131.
Sphex sp. : 198.
spirale
 octogonale : 57.
 rectangulaire : 57, 199.
stade
 juvénile : 104.
 larvaire : 96, 118.
 pupal : 118, 119.
station
 entomologique : 37.
 météorologique : 30, 42, 134.
statistiques : 40, 71, 72.
steppe boisée soudanienne : 17.
stérilisation : 68.
sternites : 45.
stigmates : 74.
stimulus inducteur : 167.
Stomoxys calcitrans : 92.
stress : 103, 106.
Suidae : 192.
survie
 table de survie : 204.
 courbe de survie : 217, 218.
Sylvicapra grimmia : 35.
symbiontes : 74.
Synabris sp. : 198.
systématique
 glossines : 1.
 G. p. gambiensis : 1-7.
système
 biotique : 7, 39, 40, 203, 204.
 nerveux : 79, 106, 107.
 neurosecréteur (neurosecrétion *).

T

table (de survie *).
taille
 critique des oocytes : 90.
 œufs mûrs : 88-90, 107, 130.
 oocytes : 83, 84-87.
 pupes : 122-125, 131.
tégument : 44, 48.
 des larves : 97.
 des ténères : 108.
température
 action sur :
 activité : 167-169, 175, 180.
 anomalies de la reproduction : 97.
 cycle ovaro-utérin : 153, 154.
 durée du stade pupal : 119, 157-161.
 éclosion : 121, 122, 165.
 fluctuations de la population : 227, 228.
 longévité, mortalité : 19, 206.
 mortalité pupale : 119, 161-163.
 poids des pupes : 119.
 dans les gîtes d'étude : 135-137.
 dans les lieux de repos : 181, 182, 188.
 dans le sol : 158-161.
 facteur limitant de l'activité : 176-179.
 maximum : 21.
 mensuelle à Bobo-Dioulasso : 31.

optimum : 19.
techniques de mesures : 42, 43.

ténéral
appareil digestif des ténéraux : 75, 108, 111.
dans les populations : 211, 212.
définition de l'état ténéral : 45, 108.
développement de la musculature des ténéraux : 90.
état ténéral : 45, 110-112, 129.
et arrêt de la reproduction : 231.
repas des ténéraux : 47, 76, 77.

termites : 155.

terrains
de chasse : 23, 146, 216, 220.
de culture : 23.

tests :
insecticides : 68.
sérologiques : 52, 53.
statistiques : 71, 72.

testicule : 78, 131.

Tettigoniidae : 198.

thalwegs : 27, 28.

Theriidae : 198.

thorax (consistance du) : 108, 109, 112.

tissu préfolliculaire : 83, 92.

token stimulus (= stimulus inducteur) : 167.

tortues : 38, 51.

tractus ovarien : 108.

Tragelaphus scriptus (= Guib harnaché) : 20, 35, 37, 192-194.

transect (ronde) : 55-57, 205, 206.

transfusion (hémolymphique) : 104.

transmission (trypanosomes) : 7.

transpiration : 74.

transplantation : 104.

transport des glossines : 71.

tréhalose : 74.

tri (des pupes) : 61.

Trypanosomiase : 7.

Trypanosomes
infestation en relation avec :
l'âge : 194.
la longévité : 194.
les saisons : 194, 195.
le sexe : 194.
dans les gîtes d'étude : 195, 196.
des glossines : 194.
technique de recherche : 48, 49.
types d'infestation (*brucei*, *congolense*, *grayi*, *vivax*) : 194.

Trypanosoma
brucei : 194.
congolense : 196.
gambiense : 241.
grayi : 51, 196.
vivax : 196.

tubes
de Malpighi : 75, 111.
digestif (extraction) : 50, 51.
de l'ovariole (= folliculaire) : 79, 82, 92, 108, 109.

U

Uapaca sp. : 17.
ultra-violet (rayons) : 63.
usure du bord postérieur des ailes :

utérus
anatomie : 79, 93-97.
et anomalies de la reproduction : 102.
fonctionnement : 107.
œuf dans l'utérus : 89-92.
œufs dégénérés dans l'utérus : 97.

V

Varans : 18, 20, 35, 38, 192-194.

Varanus
exanthematicus : 34.
niloticus : 34.

vecteurs du paludisme : 108.

véhicules (pièges) : 205.

végétation
action sur :
l'activité : 180.
la proportion d'affamés : 215, 216.
sex-ratio : 210.
les populations : 229.

aquatique verticale : 23.
comme lieu de repos : 184, 185, 189, 191.
dans divers types de gîtes : 23-29.
dans la forêt du Kou : 37.
dans la forêt galerie de Matourkou : 38.
dans la forêt galerie de Poa : 38.
dans la région de Bobo-Dioulasso : 34.
des zones bioclimatiques : 15-18.
en Haute-Volta : 17, 18.
facteur écologique : 21, 22.

vents au sol, à Bobo-Dioulasso : 33, 34.

verrou ovarien, de l'oviducte : 106.

vestiture du tégument : 107.

vierge
anomalies chez les vierges : 97-100, 103.
œufs chez les vierges : 83.

vitellarium : 79.

vitellogénèse
accélérée : 102, 103.
bloquée : 100.
normale : 79, 82, 90, 104, 105.

vitellus : 82, 83, 104.

vol : 168.

volant métabolique : 105.

Volta (rivières) : 10, 29.

Y

Yengué : 202.

Z

Zèbre (*Equus* sp.) : 192.

zébu : 42.

zones (ou régions)
bioclimatiques : 8, 15.
climatiques
d'Afrique occidentale : 10, 12.
de Haute-Volta : 14, 15.
de végétation
en Afrique occidentale : 15-18.
en Haute-Volta : 17-18.
d'hybridation *palpalis* × *gambiensis* : 4.

